ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 71
6
ИЮНЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevish, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G.Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Kakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Т. А. Бравая* и *Э. Г. Рабинович*

Сдано в набор 10.03.86. Подписано к печати 23.05.86. М-18727. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 11.9.
Усл. кр.-отт. 12.43. Уч.-изд. л. 14.88. Тираж 2313. Тип. зак. 221.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»,
Ленинградское отделение, 199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 005 : 582.26

И. В. Макарова

КЛАССИФИКАЦИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ И ПРОБЛЕМА ПОСТРОЕНИЯ ИХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

I. V. MAKAROVA. CURRENT CLASSIFICATION OF DIATOMS AND THE PROBLEM OF CONSTRUCTING THEIR PHYLOGENETIC SYSTEM

Приводится обзор существующих классификаций диатомовых водорослей, обсуждаются принципы их построения и рассматривается проблема классификации *Bacillariophyta* с позиций современной систематики.

Изучение диатомовых водорослей, достоверные находки которых известны с раннего мела, началось в XVIII в. Научный интерес к этой группе водорослей и ее практическое значение огромны. Однако, несмотря на значительные достижения в различных аспектах изучения современных и ископаемых диатомовых водорослей, многие положения диатомологии до сих пор остаются дискуссионными, особенно в отношении происхождения этих водорослей, их эволюции, первичности и вторичности морфологических признаков, возникновения отдельных структур и их функционального значения, а главное — в отношении принципов их классификации. Необходимо подчеркнуть, что до сих пор нет даже единого мнения, являются ли диатомовые водоросли отделом или классом, что, очевидно, связано с недостаточно разработанными представлениями о значимости таксономических признаков в пределах этой группы и отсутствием общего объективного определения статуса таксонов высокого ранга в отличие от статуса видовой категории (Майр, 1971). Ниже мы приведем наиболее значительные классификации диатомовых водорослей, предложенные в течение 150 лет.

Первые попытки классифицировать диатомовые водоросли относятся к 30-м годам прошлого столетия (Agardh, 1824, 1830—1832; Ehrenberg, 1830; Kützing, 1833). В основу этих классификаций были положены следующие признаки: форма панциря и соединение клеток в колонии или их одиночное существование. Позднее F. T. Kützing обратил внимание на то, что эти признаки подвержены сильной изменчивости, в то время как форма панциря и створок диатомей и их структура более постоянны, поэтому в своей новой классификации Kützing (1844, 1849) взял за основу морфологические признаки панциря.

Во второй половине XIX в. с расширением знаний о панцире диатомей появились новые классификации, позволяющие говорить о генетической связи между родами. Большинство систематиков этого периода для построения своих систем использовали форму и структуру створок панциря (Rabenhorst, 1853, 1864—1868; Grunow, 1860, 1862; Smith, 1872). Тем не менее E. Pfitzer (1871), P. Petit (1877), а позднее К. С. Мережковский (1900—1902) в основу своих классификаций положили все же строение протопласта, считая, что форма хлоропластов остается постоянным родовым признаком.

Наиболее распространенной, получившей широкое признание в то время, была система F. Schütt (1896), которая несомненно сыграла большую роль и оказала свое воздействие на дальнейшее изучение диатомовых водорослей. Система Schütt базировалась на таких морфологических признаках, как форма панциря и створок и расположение на них структурных элементов. Таксоны,

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1986 г.

соответствующие порядкам, в его системе выделялись на основании симметрии панциря и створок и их структуры. Для выделения подпорядков у центрических диатомей принимались во внимание форма панциря, а для семейств — поверхность створки, т. е. наличие или отсутствие на ней выростов и глазков. Все диатомовые водоросли он разделил на две группы: *Centricae* и *Pennatae*, в каждой из которой выделил 4 подгруппы. Большим преимуществом его системы было включение в нее не только современных, но и известных ископаемых видов. Система Schütt, хорошо отражавшая уровень представлений того времени об этих водорослях, была положена в основу и более поздних систем.

Так, E. Oestrup (1910) и G. Karsten (1928), целиком признав систему Schütt (1896), внесли в нее свои поправки, связанные с правилами номенклатуры в отношении надродовых таксонов. Oestrup особое внимание уделил пеннатным диатомеям и выделил среди них группы и подгруппы, основанные на отсутствии или наличии шва, на его строении и положении на створке. G. Karsten считал диатомовые водоросли большой самостоятельной группой с 2 порядками — *Centrales* и *Pennales*, в состав которых он добавил 16 ископаемых родов, ранее не приведенных Schütt.

F. Hustedt (1927—1966, 1930) также полностью принял классификацию Schütt (1896) с поправками Oestrup (1910) и Karsten (1928), хотя и не включил в нее ископаемые виды. Он упорядочил наименование таксонов всех рангов согласно существующей ботанической номенклатуре. Диатомовые водоросли Hustedt считал самостоятельным отделом — *Bacillariophyta* — с одним классом — *Diatomatae*, 2 порядками — *Centrales* и *Pennales* — и 7 подпорядками. Эта система довольно проста и не лишена логичности, она долгое время оставалась общепринятой и широко использовалась при изучении диатомей.

Система Hustedt (1930) была целиком принята и в нашей стране при создании монографии «Диатомовый анализ» (1951), но с добавлением нового третьего порядка *Mediales* и изменениями, связанными с включением в систему ископаемых родов и видов.

Несколько позднее А. В. Топачевский (1962) предложил близкую, но все же иную систему диатомовых водорослей. В своей системе он главное внимание уделил эволюции панциря, особенно эволюционному изменению его формы и прогрессивному развитию строения перфораций. Топачевский впервые попытался выявить первичность и вторичность признаков, определивших строение современных диатомей. По его мнению, основные направления эволюции формы панциря определились уже к мелу, поэтому дисковидный или цилиндрический панцирь не мог быть исходным, первичным надо считать шаровидный панцирь с беспорядочным расположением ареол. В связи с этим он считал, что в основу системы нельзя ставить порядок *Melosirales.* К прогрессивным моментам развития диатомовых водорослей он отнес возникновение полового воспроизведения в течение длительного процесса эволюции, широкую амплитуду приспособления к различным условиям и вторичную подвижность пеннатных форм. В итоге весь отдел *Bacillariophyta* он разделил на 3 класса: *Centricae*, *Mediatae*, *Pennatae*, а в последнем классе выделил 2 подкласса, 3 порядка и 5 подпорядков. В частности порядок бесшовных он выделил в подкласс *Araphinea* и рассматривал его как сборный, так как, по его мнению, в нем были объединены таксоны, разные по происхождению. Представляют интерес также его высказывания о рудиментации шва у родов *Eunotia* Ehr., *Rouxia* Brun et Herib., *Peronia* Bréb. et Arnott. Топачевский, как и Oestrup (1910), уделил значительное внимание пеннатным диатомеям, причем системы этих авторов здесь довольно близки, особенно в отношении двушовных. Топачевский делит двушовные на два порядка — щелешовные (*Naviculales*) и каналошовные (*Aulonoraphinales*), считая, что они развились из центрических независимо друг от друга и параллельно.

Оценивая вклад Топачевского в развитие диатомологии в целом, следует подчеркнуть, что в свое время было недостаточно уделено внимания многим его высказываниям и предположениям, которые в свете современных знаний вполне закономерны, и их целесообразно учитывать в последующих работах, посвященных вопросам классификации диатомей.

Одновременно с системой Топачевского была опубликована классификация P. C. Silva (1962), в которой диатомовые рассматриваются как отдел, но с двумя классами — *Centrobacillariophyceae* с 3 порядками и *Pennatobacillariophyceae* с 7 порядками, названия которых были даны согласно действующим правилам ботанической номенклатуры.

Дальнейшие исследования диатомовых водорослей позволили модернизировать прежние системы, но и в этом случае они не имели еще достаточной филогенетической основы. N. I. Hendey (1937, 1964) и R. Patrick и C. W. Reimer (1966) отказались от разделения диатомовых водорослей на центрические и пеннатные, при этом они рассматривали их все же как самостоятельный отдел *Bacillariophyta* с одним классом *Bacillariophyceae* и 9 порядками, а Hendey — как класс *Bacillariophyceae* с одним порядком *Bacillariales*, 10 подпорядками и 22 семействами. Среди пеннатных Hendey объединил представителей со щелевидным и простым каналовидным швом, не вынесенным на крыло, в один подпорядок *Naviculineae*, а обладающих каналовидным швом, расположенным на крыле, обособил в самостоятельный подпорядок *Surirellineae* с одним семейством.

R. Simonsen (1972) критически проанализировал признаки, положенные в основу существующих систем, и сделал попытку выявить у диатомовых водорослей примитивные признаки. К ним он причислил различия в строении створок одного панциря, высокую створковую ось, способность образовывать покоящиеся споры, колониальность. Впервые после Schütt (1896) он попытался выявить филогенетические связи в пределах группы, обратив при этом особое внимание на такие детали структуры, как глазки, ложные глазки, соединительные шипы и центральные выросты. Он высказал также свое особое мнение об объеме некоторых семейств, в частности сем. *Melosiraceae* оценил как конгломерат таксонов разного происхождения. Немного позже F. E. Round (1973) сказал то же самое по поводу этого семейства и сем. *Coscinodiscaceae*.

К сожалению, система Simonsen (1972) касалась только центрических диатомей и основывалась на данных только световой микроскопии (СМ). Существенно, что этот автор стоит на твердых позициях разделения диатомей на центрические и пеннатные, сохраняя только за ними ранг порядков, как это принято в системе Hustedt (1930). Выдвинутые Simonsen положения вызвали активный отклик как критического, так и положительного характера.

С введением в практику альгологических исследований с конца 60-х годов текущего столетия сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) начался качественно новый этап в изучении морфологии диатомей, который явился продолжением исследования панциря в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ), начатого в начале 40-х годов. За это время были получены обширные новые сведения о деталях тонкой структуры панциря и створок. СЭМ придал наглядность и объективность в описании морфологических признаков, видимых в СМ, позволил уточнить ранее известные структуры и открыть новые. Наиболее важным открытием при помощи СЭМ было выделение трех типов выростов: двугубых выростов, выростов с опорами и замкнутых выростов, имеющих не только разные строение и происхождение, но и выполняющих различные функции (Round, Crawford, 1984).

Много нового при помощи СЭМ стало известно о поясковой зоне панциря, труднодоступной при исследовании в СМ (Stosch, 1975; Fryxell e. a., 1981). Эти данные оказались весьма важными не только для познания новых морфологических структур диатомей, но и для выяснения биологических особенностей их клетки, так как вставочные и соединительные ободки участвуют в клеточном делении, частично увеличивают ассимиляционную поверхность клетки и предохраняют протопласт во время ее роста. G. Fryxell (1983) придает большое значение изучению ободков, считая, что они могут быть использованы для понимания системы родства между таксонами.

Таким образом, СЭМ позволил провести существенную ревизию значимости морфологических признаков диатомей и получить новые сведения о тонких структурах их панциря, а в некоторых случаях и определить их функциональную роль. Мало того, благодаря новым методам исследования были получены существенные сведения об эволюции различных морфологических признаков диатомей, что способствовало введению в систематику *Bacillariophyta* новых таксономических критериев. В частности это касается представлений о возникновении шва и образовании фибул у пеннатных форм, сглаживании у них наружной поверхности створок, выражающемся в отсутствии различных выростов и, напротив, образовании у них разных структурных элементов на внутренней поверхности створок, что явно связано с переходом от пассивного «парения» в толще воды к прикрепленному или подвижному (передвижение по субстрату) образу жизни.

Новые данные, полученные при использовании СЭМ и ТЭМ, являются очень перспективными для построения новой и более эволюционной классификации диатомовых водорослей. Эти сведения уже внесли фундаментальный вклад в разработку систематики, таксономии, эволюции и филогении диатомей и подвергли сомнению прежние представления о филогенетических связях между таксонами.

Несмотря на то что происхождение и эволюция диатомовых водорослей еще недостаточно ясны из-за отсутствия находок доюрских ископаемых форм (Round, 1981), известные новейшие данные по морфологии и систематическому составу диатомовых водорослей, начиная с раннего мела до настоящего времени, позволяют проследить эволюцию морфологических признаков, возникновение и развитие различных таксонов. Вполне естественно, что в итоге этого выяснилась необходимость основательной ревизии существующих систем, объема семейств и филогенетических связей между ними, так как именно этот раздел оставался до сих пор наименее разработанным в современной диатомологии.

Одной из первых систем, в которой были учтены новые данные по ультраструктуре диатомовых водорослей, была система R. Ross и P. Sims (1973). Большое таксономическое значение эти авторы придавали двугубым выростам панциря и выростам с опорами, одновременно принимая во внимание также глазки, ложные глазки и тонкое строение ареол, которое в деталях стало известно только после изучения их в СЭМ. Несмотря на то что система этих авторов касалась только центрических диатомей, выдвинутые ими положения позволили проследить некоторые филогенетические связи таксонов и обосновать выделение подпорядков и семейств. В порядке *Centrales* они установили 3 подпорядка с 8 семействами. Почти одновременно А. И. Прошкина-Лавренко (1974) высказала мнение, что диатомовые водоросли следует считать самостоятельным отделом *Bacillariophyta*, но только с одним классом *Bacillariophyceae* без разделения на центрические и пеннатные формы на основании их одинакового способа размножения, диплоидности, сходства пигментов и запасных питательных веществ.

Simonsen в 1979 г. опубликовал новый вариант системы диатомовых водорослей, в котором обобщил последние сведения по морфологии панциря, полученные при помощи СЭМ, включая и личные наблюдения. Этот огромный материал позволил ему с новых позиций рассмотреть и уточнить филогенетические связи между семействами. При построении своей новой системы Simonsen особенно большое значение придавал двугубым выростам, считая их число и расположение важным таксономическим признаком. К другим существенным признакам он отнес глазки, ложные глазки и выросты с опорами. В этой работе он также стоит на позиции разделения диатомовых водорослей на центрические и пеннатные, но в ранге порядков. Убедительными аргументами в пользу целесообразности такого деления он считает: 1) различие в морфологии, так как у центрических форм структурным центром является точка, у пеннатных — линия; 2) наличие оогамии, известной у центрических и отсутствующей у пеннатных. Переходным звеном от порядка *Centrales* к порядку *Pennales* он считает сем. *Eupodiscaceae*. В целом диатомовые водоросли Simonsen рассматривает как класс с 2 порядками, 5 подпорядками, представляющими собой самостоятельные эволюционные ветви, и 21 семейством. Simonsen (1979) отказался от деления пеннатных на щелешовные и каналошовные, но выделил 5 семейств, обладающих развитым швом на обеих створках. Следует отметить, что выдвинутые им положения не всегда в достаточной мере убедительны, некоторые дискуссионны, но в целом его система представляет большой научный интерес и является несомненным шагом вперед по сравнению со всеми предшествующими системами (см. рецензию: Караева, Макарова, 1981).

К недостаткам системы Simonsen можно отнести ограниченность критериев, используемых при выявлении филогенетических связей, а также то, что он учел морфологические признаки, изученные в основном у современных видов, и использовал очень мало данных о характерных признаках древних диатомей и о времени возникновения отдельных видов. Однако главное заключается в том, что проделанная Simonsen работа вызвала оживленную дискуссию среди специалистов, дала импульс к новым исследованиям и способствовала поиску более убедительных данных о происхождении и родственных связях между таксонами диатомовых водорослей.

Немного позже З. И. Глезер (1981) предложила еще одну классификацию, основанную на изучении диатомовых водорослей палеогена. В ее основу были положены таксономические признаки не только современных, но и древних диатомей и была принята во внимание филогения этих водорослей на самых ранних этапах развития. Все это позволило Глезер заново оценить таксономическое значение некоторых признаков и прийти к выводу, что в эволюции диатомовых водорослей наряду с дивергенцией значительное место занимали параллелизм развития и конвергенция. В итоге Глезер (1981) рассматривает два класса диатомовых водорослей — *Centrophyceae* и *Pennatophyceae* — как крупные филогенетические линии, в которых эволюция шла самостоятельными путями. Эти два класса она делит на 8 порядков и 23 семейства. В классе *Centrophyceae* она выделяет 5 порядков на основании широко представленных, но медленно эволюирующих признаков — на особенностях расположения ареол и их строении. Эти признаки в свою очередь взаимосвязаны с рядом других признаков, отражающих механические свойства панциря и приспособление клеток к их образу жизни. В этот класс она включает 17 семейств: 11 тех же семейств, что и в системе Simonsen (1979), за исключением одного, представленного только современными родами, и 6 новых, из которых 3 восстановлены из ранее описанных другими исследователями и 3 предложены автором.

В отношении класса *Pennatophyceae* автор присоединяется к существующему мнению, что эволюция здесь шла по пути развития шва от простого щелевидного до каналовидного, расположенного на крыле. На этой основе Глезер выделила здесь 3 порядка с 6 семействами. Эволюция щелешовных в палеогене, как считает автор, шла от сем. *Naviculaceae* к более специализированным семействам *Cymbellaceae* и *Achnanthaceae*, а эволюция каналошовных началась в позднем эоцене от монотипного сем. *Nitzschiaceae*.

Существенную детализацию в морфологию пеннатных внесла Н. И. Караева (1983) на основании анализа электронно-микроскопических данных, приведших ее к выводу о разнообразии строения шва в пределах многих родов, относимых ранее к щелешовным. Так, например, в родах *Navicula* Bory, *Amphora* Ehr., *Entomoneis* Ehr. (=*Amphiprora* Ehr.), *Plagiotropis* Pfitz. (=*Tropidoneis* Cl.) были обнаружены виды с простым каналовидным швом, лишенным фибул, а также с типичным каналовидным с фибулами и даже у некоторых вынесенным на киль (*Amphiprora*). В итоге электронно-микроскопическое изучение шва позволило исследователям описать новые роды и коренным образом изменить представление о некоторых старых родах. Чтобы отразить эти новейшие данные по морфологии диатомей в системе, по мнению Караевой, необходимо принять предложение Hendey (1964) и Simonsen (1979) об отказе таксономического разделения пеннатных на щелешовные и каналошовные и от существующего представления об однократном возникновении каналовидного шва в процессе эволюции диатомовых. Караева (1983) предполагает, что каналовидный шов возникал не один раз и в различных группах. Мнение о неоднократном возникновении шва с фибулами высказывали также T. B. Paddock и P. Sims (1977). Таким образом, мы можем говорить здесь об эволюционной разновозрастности признаков (Тахтаджян, 1954) или мозаичности признаков (Майр, 1971), свойственной не только некоторым группам высших растений и животных, но и диатомовым водорослям (Глезер, 1983). В этой связи становится ясной необходимость применения принципов эволюционной систематики к ревизии таксонов диатомовых водорослей не только высшего ранга, но и многих родов.

В развитие этого направления В. А. Николаев (1984б) предложил классификационную схему, рассматривающую происхождение и связи между семействами в классе центрических диатомовых водорослей. В пределах этого класса он выделил 4 группы с 15 семействами: к известным 12 семействам из системы Simonsen (1979) он добавил 3 новых — одно недавно описанное Hasle с соавторами (1983) и 2 установленных им (Николаев, 1983, 1984а). Сделав также некоторые перестановки в местоположении семейств в системе, автор, к сожалению, не объединил их в порядки, что лишило систему упорядоченных филогенетических связей между высшими таксонами. Существенно отметить, что при выделении таксонов различного ранга Николаев принимал во внимание следующие признаки: для порядков — положение велума на створках, форму панциря и его полярность; для семейств — типы ареол, положение двугубых выростов и отчасти форму панциря; для родов — форму створки, локализацию и число двугубых выростов, строение ареол и их расположение на створке.

Как следует из сказанного, в своих построениях Ross и Sims (1973), Глезер (1983) и Николаев (1984б) большое значение при выделении таксонов от рода и выше придают строению ареол и их расположению. Последний признак был использован И. В. Макаровой (1971) для рода *Thalassiosira* Cl. при установлении секций рода. Большинство систематиков тоже учитывали характер расположения ареол, но только для характеристики видов и внутривидовых таксонов и не придавали им таксономического значения при описании более крупных таксонов. Вместе с тем известно, что ареолы — главный составной элемент панциря всех диатомовых водорослей, через них осуществляется обмен между протопластом клетки и внешней средой. О важном значении их строения как таксономического признака, особенно тонкого строения, говорила Прошкина-Лавренко (1974), считавшая, что именно ареолы более всего указывают на генетическое родство таксонов. Много новых данных о строении ареол, типах их расположения у пеннатных диатомей и их развитии в процессе эволюции получено в последние 15 лет (Ross, Sims, 1972; Макарова, Гусляков, 1983; Николаев, 1984а; Round, Crawford, 1984). Эти сведения можно с успехом использовать при таксономических и филогенетических построениях. Особую ценность при этом приобретают данные об эволюции ареол, основанные на ископаемом материале.

Таксономическая ревизия диатомей с новых позиций позволила произвести ряд значительных преобразований. В роде *Nitzschia* Hass. в секции *Lanceolatae* 70 % видов было сведено в синонимы (Lange-Bertalot, Simonsen, 1978; Bonik, 1981). Наоборот, в роде *Thalassiosira* число видов увеличилось в 5 раз как за счет описания новых, изученных в большинстве случаев в электронном микроскопе, так и путем перевода в этот род видов из других родов, основанного на открытии нового признака — выростов с опорами. Род *Melosira* Ag., представляющий собой сборный род (Hustedt, 1930), разделен на 3 ранее описанных самостоятельных рода: *Melosira* Ag. s. str., *Paralia* Heib. и *Aulacosira* Thw. (Simonsen, 1979). Описано много новых родов: *Simonsenia* Lange-Bertalot, *Undatella* Paddock et Sims, *Abas* Ross et Sims, *Dextradonator* Ross et Sims, *Proschkinea* Kar., *Minidiscus* Hasle, *Thalassiosiropsis* Hasle и др. За последние годы установлены также новые семейства: *Kittoniaceae* Gles., *Trigoniaceae* Gles., *Neobruniaceae* Hendey, *Cymatosiraceae* Hasle, Stosch, Syvertsen, *Symbolophoraceae* Nikolaev, *Pyxidiculaceae* Nikolaev, *Stephanodiscaceae* Makar. (Глезер, 1981; Глезер, Макарова, 1986; Hendey, 1981; Hasle e. a., 1983; Николаев, 1983, 1984а, и др.).

Структуры, которые позволяет видеть ЭМ, в одних случаях способствовали решению таксономических вопросов, в других ставили исследователя в тупик и требовали нового подхода для их понимания. По мнению Прошкиной-Лавренко (1974), работа по установлению родства между таксонами диатомовых водорослей чрезвычайно трудоемка и длительна и, вероятно, не одному поколению диатомологов придется над этим потрудиться. Сходную мысль высказал и Simonsen (1979): «Нам предстоит пройти долгий путь, прежде чем система диатомовых водорослей сможет быть названа „естественной“ классификацией».

Подводя некоторые итоги, не будет преувеличением сказать, что использование СЭМ открыло совершенно новый этап в изучении морфологии диатомовых водорослей. С помощью СЭМ за прошедшие 20 лет получена огромная информация о более чем 230 родах и примерно 2000 видах и разновидностях.[1] Эти результаты требуют глубокого и всестороннего осмысления с позиций построения эволюционной системы диатомовых водорослей. Но опираться при этом только на данные ЭМ нельзя, так как это означало бы ограничиться опять-таки лишь одним морфологическим критерием. Для выявления родства между таксонами необходимо, помимо сравнительно-морфологических данных, учитывать также и экологические характеристики, и закономерности географического распространения современных и ископаемых видов. Надо полагать, что при этом все же потребуется существенная таксономическая переоценка признаков, видимых в СМ, ТЭМ, СЭМ, так как обнаруживаемые в них структуры могут иметь разный генезис. Так, например, использование метода электронной микроскопии с применением экологического критерия, которому большое значение придают F. Round и P. Sims (1981), позволило разделить сборный по экологии род *Denticula* на морской *Denticulopsis* Simonsen и пресноводный *Denticula* Kütz. (Simonsen, 1979), выделить из рода *Navicula* Bory морские роды: *Haslea* Simonsen (Simonsen, 1974), *Lyrella* (Cl.) Kar., *Proschkinea* Kar. (Караева, 1978а, б) и др. Продолжение работ в этом направлении необходимо. Большую помощь исследователям в разработке новой системы диатомей в целом оказывает также монографическая обработка отдельных родов и семейств.

---

[1] Подсчет сделан автором совместно с Ш. Д. Мухтаровой и Л. В. Жаковой только на основании имеющихся в их распоряжении литературных источников (более 300) и не может считаться полным.

Вместе с тем имеются примеры, когда на основании новых данных систематизировались и объединялись не столько таксоны как таковые, сколько присущие им признаки, в результате чего собранными вместе оказались таксоны, далекие по происхождению. Так, например, в сем. *Eupodiscaceae* Ross и Sims (1973) и Simonsen (1979) объединили далекие роды только на основании одного общего признака — присутствия глазков, появление которых, однако, у различных таксонов легко объясняется конвергенцией или параллельной эволюцией (Глезер, 1983). Сборный характер приобрело также и сем. *Thalassiosiraceae*, в рамках которого Hasle (1973) и Simonsen (1979) объединили таксоны только по наличию у них выростов с опорами, тогда как другие существенные морфологические признаки и экология в достаточной степени не учитывались (Глезер, Макарова, 1986). Во избежание подобных ошибок при создании классификационных систем любых организмов очень важно установить (если для этого есть возможность) наиболее эволюционно ранних их представителей. Применительно к диатомеям палеонтологические факты свидетельствуют о наличии одновременной эволюционной радиации на раннем этапе их развития, и это вносит существенные коррективы в построение их филогенетической системы. Несомненно, что объяснение происхождения тех или иных структур диатомей (Round, Crowford, 1984) в настоящее время нельзя считать окончательным, так как имеющиеся данные во многих случаях гипотетичны или альтернативны, поэтому опубликованные за последние годы системы диатомей можно рассматривать только как предварительные, требующие дальнейшего их усовершенствования.

Как уже указывали, различие во взглядах на диатомовые водоросли как таксон привело к различному представлению о высшем ранге этой группы. Одни систематики считают их отделом (Hustedt, 1930; «Диатомовый анализ», 1951; Топачевский, 1962; Silva, 1962; Patrick, Reimer, 1966; Прошкина-Лавренко, 1974, Глезер, 1981), другие — классом (Hendey, 1937, 1964; Fott, 1959; Bourrelly, 1968; Simonsen, 1972, 1979; Ross, Sims, 1973) и даже семейством (Schütt, 1896). Автор настоящей статьи без сомнения оценивает эту группу водорослей как самостоятельный отдел *Bacillariophyta*, четко обособленный от других отделов водорослей по морфологическим, биологическим и биохимическим признакам и имеющий монофилетическое происхождение. Последнее положение неоднократно доказывалось (Round, 1981; Round, Crowford, 1981, 1984). Внутри этого отдела четко выделяются две крупные эволюционные линии, соответствующие двум классам — *Centrophyceae* и *Pennatophyceae*, претерпевшим независимые этапы эволюции, причем первый класс имеет все черты более древней группы. Они различаются между собой комплексом морфологических признаков, среди которых главным является наличие у первого класса двугубых выростов и их отсутствие у второго класса, исключение составляет только переходный порядок бесшовных (*Araphales*) и частично примитивношовных, относящихся к *Pennatophyceae*, представители которого известны уже с мела («Диатомовые водоросли СССР», 1974), а не с палеоцена, как считают некоторые авторы (Tappan, 1980; Fryxell, 1983; Round, Crawford, 1984), тогда как более совершенные шовные известны только с палеоцена («Диатомовые водоросли СССР», 1974). Характерной чертой следует также считать экологические различия между этими двумя классами, чему до сих пор мало уделялось внимания при построении системы (Round, Sims, 1981).

Морфологическое и таксономическое многообразие внутри классов *Centrophyceae* и *Pennatophyceae* можно объяснить эволюцией, носящей «веерный» или радиальный характер, как это было отмечено для высших растений (Тихомиров, 1971) и зеленых водорослей (Виноградова, 1982). Более или менее одновременное возникновение многих отдельных групп от одного предка в пределах этих классов представляется наиболее логичным и основанным на материалах сравнительного анализа морфологических признаков и палеонтологических данных. Внутри же различных более мелких групп эволюция проходила с разной скоростью и затрагивала не все признаки в одинаковой степени, поэтому не следует пытаться найти строгую последовательность в возникновении одного признака обязательно из другого, так как один и тот же признак мог возникать независимо и разными путями в различных таксономических группах.

На современном этапе разработки эволюционной системы диатомей сравнительно-морфологический метод, по всей вероятности, останется ведущим, но его применение полностью оправдывается только в том случае, если морфологические признаки используются критически, с учетом их происхождения и эволюции. Такой подход позволяет избежать ошибок при установлении природы сходства и различия между таксонами диатомей и их генетического родства. В этой области в настоящее время, на наш взгляд, необходимо:

1. Строить единую систему для современных и ископаемых центрических и пеннатных диатомей.

2. Получить максимум информации о морфологии большинства таксонов разного ранга, особенно о структуре ареол и различных выростов, а также по их происхождению и формированию.

3. Предельно учесть новые данные по экологии, палеоэкологии, географии и палеогеографии диатомей, так как условия прошлых эпох могли существенно отличаться от современных, что диктует разную оценку одинаковых признаков, возникших в разное геологическое время.

4. Подвергнуть комплекс учитываемых признаков тщательному таксономическому «взвешиванию», так как один и тот же признак с позиций систематики в различных таксонах может иметь неодинаковую ценность, в значительной мере определяемую степенью его постоянства в данной группе. Э. Майр (1971 : 169) отмечал, что признаки, легко изменяющиеся или относящиеся к изолирующим механизмам, наиболее полезны в установлении низших таксонов, а консервативные, медленно эволюирующие — при выявлении высших таксонов.

5. Тщательно изучить тонкую структуру деталей панциря у древних и вымерших видов, стремясь при этом проследить морфогенез створки и усложнения ареольной стенки панциря в процессе онтогенеза и филогенеза, не забывая, что у диатомей возможны редукция отдельных структур и параллелизм их развития.

6. При ревизии таксонов, особенно на уровне родов и семейств, проявить осторожность в отношении как их объединения, так и разделения. Как показали исследования последних лет, проведенное ранее Hustedt (1927—1966) значительное укрупнение таксонов диатомей привело к созданию искусственных сборных родов и семейств. В настоящее время можно согласиться с Round и Crawford (1984), что отдельные таксоны, обладающие «уникальными» морфологическими признаками, следует рассматривать как самостоятельные, оставляя их в виде изолированных линий эволюции.

7. Уделить серьезное внимание изучению функциональных характеристик деталей структуры панциря, так как особенности и закономерности их расположения на створках во многих случаях неясны, но, вероятнее всего, связаны с жизнедеятельностью клетки.

8. Принимать во внимание новейшие сведения о цитоплазматических органеллах, митозе, числе и морфологии хромосом у диатомей, что может дать существенную дополнительную информацию, полностью неучитываемую в современных системах *Bacillariophyta*.

9. Привлечь биохимические и генетические методы исследования для групп, которые предположительно близкородственны, но таксономически разделены.

В заключение следует еще раз подчеркнуть, что создание новой филогенетической системы диатомовых водорослей — это процесс длительный, кропотливый, и поспешность в заключениях и выводах будет вносить лишь дополнительные трудности и путаницу. Вероятно, на правильном пути к решению этой проблемы стоят Round с соавторами (Round, 1981; Round, Crawford, 1981, 1984; Round, Sims, 1981), которые считают, что для создания удовлетворительной системы, отражающей направления эволюции, необходимо детально изучить все тонкости морфологии створок и панциря, эволюцию и происхождение диатомовых водорослей.

Созданные в последние годы классификации диатомовых водорослей представляют значительный шаг вперед, поэтому при построении новой классификационной системы, необходимо взять из них все рациональное и дополнить новейшими сведениями, несущими предельно исчерпывающую информацию о каждом таксоне. Все это улучшит не только качество системы, но и сделает ее более филогенетической и информативной.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградова К. Л. Современные классификации зеленых водорослей (*Chlorophyta*) и опыт построения их филогенетической системы. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 12, с. 1600—1608. — *Глезер З. И.* К разработке новой классификации диатомовых водорослей. — В кн.: Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований. Киев: Наук. думка, 1981, с. 108—110. — *Глезер З. И.* Таксономическая значимость признаков у диатомовых водорослей в свете разработки новой классификации *Bacillariophyta*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 993—1002. — *Глезер З. И., Макарова И. В.* Новый порядок и семейство диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 5, с. 673—676. — *Диатомовые* водоросли СССР. Ископаемые и современные. Л.: Наука, 1974. 403 с. — *Диатомовый* анализ. Кн. 2. Л.: Изд-во геол. лит., 1951. 238 с. — *Караева Н. И.* Новый род из семейства *Naviculaceae* West. — Бот. журн., 1978а, т. 63, № 11, с. 1593—1596. — *Караева Н. И.* Новый подпорядок диатомовых водорослей. — Бот. журн., 1978б, т. 63, № 12, с. 1747—1750. — *Караева Н. И.* Обзор результатов электронномикроскопических исследований диатомовых водорослей. — В кн.: Материалы VI Закавказской конференции по споровым растениям. Тбилиси, 1983, с. 15—16. — *Караева Н. И., Макарова И. В.* [*Рец.*] *Simonsen R.* The diatom System: ideas on phylogeny. Bacillaria, 1979, vol. 2. (Р. Симонсен. Система диатомовых водорослей: Мысли о филогении). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 4, с. 601—610. — *Макарова И. В.* О морфологии и таксономии рода *Thalassiosira* Cl. — Нов. сист. низш. раст., 1971, т. 8, с. 67—73. — *Макарова И. В., Гусляков Н. Е.* Типы расположения ареол в штрихах на створке пеннатных диатомовых водорослей. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 524—528. — *Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с. — *Мережковский К. С.* К вопросу о классификации диатомовых водорослей. — Бот. зап., 1900—1902, т. 18. СПб., с. 87—98. — *Николаев В. А.* О роде *Symbolophora* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 1123—1128. — *Николаев В. А.* О значении строения ареол для таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 8, с. 1040—1046. — *Николаев В. А.* К построению системы центрических диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 11, с. 1468—1474. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Принципы систематики диатомовых водорослей. — В кн.: Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Л.: Наука, 1974, с. 45—49. — *Тахтаджян А. Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 214 с. — *Тихомиров В. Н.* Происхождение и некоторые особенности эволюции семейства зонтичных. Тез. докл. IV Москов. совещ. по филогении раст., 1971, с. 130—132. — *Топачевский А. В.* Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев. Изд-во АН УССР, 1962. 235 с. — *Agardh C. A.* Systema Algarum. Lundae, 1824. 312 p. — *Agardh C. A.* Conspectus criticus diatomacearum. Parts I—IV. Lundae, 1830—1832, p. 1—66. — *Bonik K.* Gibt es Arten bei Diatomeen. Eine evolutionsbiologische Deutung am Beispiel der Gattung *Nitzschia*. — Senckenberg. Biol., 1981, Bd 62, N 4/6, S. 413—434. — *Bourrelly P.* Les algues d'eau douce, t. 2. Paris, 1968. 437 p. — *Ehrenberg C. G.* Beiträge zur Kenntniss der Organization der Infusorien und ihrer geographischen Verbreitung, besonders in Sibirien. — Physik. Abh. Akad. Wiss., 1830, Berlin. 88 p. — *Fott B.* Algenkunde. Jena, 1959. 482 p. — *Fryxell G. A.* New evolutionary patterns in diatoms. — BioScience, 1983, vol. 33, N 2, p. 92—98. — *Fryxell G. A., Hubbard G. F., Villareal T. A.* The genus *Thalassiosira*: variations of the cingulum. — Bacillaria, 1981, vol. 4, p. 41—63. — *Grunow A.* Ueber neue oder ungenügend bekannten Arten und Gattungen von Diatomaceen. — Verhandl. zool.-bot. Ges. Wine, 1860, Bd 10, S. 503—582. — *Grunow A.* Die österreichischen Diatomaceen. I—II. — Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien, 1862, Bd 12, S. 315—472, 545—588. — *Hasle G. R.* *Thalassiosiraceae*, a new diatom family. — Norw. J. Bot., 1973, vol. 20, N 1, p. 67—69. — *Hasle G. R., Stosch H. A. von, Syvertsen E. E.* *Cymatosiraceae*, a new diatom family. — Bacillaria, 1983, vol. 6, p. 9—156. — *Hendey N. I.* The plankton diatoms of the southern seas. Discovery Report, 1937, vol. 16, p. 151—346. — *Hendey N. I.* An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V.

Bacillariophyceae (Diatoms). London, 1964. 317 p. — *Hendey N. I.* Note on the genus *Neobrunia* O. Kuntze. — Bacillaria, 1981, vol. 4, p. 7—20. — *Hustedt F. Bacillariophyta (Diatomeae).* — In: *Pascher A.* Die Süsswasser-Flora Mitteleuropas. Jena, 1930, Bd 10. 466 S. — *Hustedt F.* Die Kieselalgen. 1—3. In: Rabenhorsts Kryptogamen-Flora Deutschland, Österreichs und der Schweiz. Bd VII. Leipzig, 1927—1966; Teil 1; 1927—1930. 920 S. Teil 2, 1931—1959. 845 S. Teil 3, 1961—1966. 816 S. — *Karsten G. Bacillariophyta (Diatomeae).* — In: *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1928, Bd 2, S. 105—303. — *Kützing F. T.* Synopsis Diatomearum. Linnaea, 1833, Bd 8, S. 529—620. — *Kützing F. T.* Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen: Köhne, 1844. 152 S. — *Kützing F. T.* Species Algarum. Lipsiae, 1849. 922 S. — *Lange-Bertalot H.* Eine Revision zur Taxonomie der *Nitzschiae lanceolatae* Grunow. — Nova Hedw., 1977, Bd 28, Hf 2+3, S. 253—308. — *Lange-Bertalot H., Simonsen R.* A taxonomic revision of the *Nitzschiae lanceolatae* Grunow. 2. European and related extra-European freshwater and brakish water taxa. — Bacillaria, 1978, vol. 1, p. 11—112. — *Oestrup E.* Danske Diatomeer. Kjobenhavn, 1910. 323 p. — *Paddock T. B. B., Sims P. A.* A preliminary survey of the raphe structure of some advanced groups of diatoms (*Epithemiaceae—Surirellaceae*). — Beih. Nova Hedw., 1977, Hf 54, p. 291—322. — *Patrick R., Reimer C. W.* The diatoms of the United States. I. — In: Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1966, vol. 1, N 13. 688 p. — *Petit P.* Liste des Diatomées et des Desmidiées observées dans les environs de Paris, precedée d'un essai classification des Diatomées. — Bul. Soc. Bot. France, 1877, vol. 23—24, p. 1—32. — *Pfitzer E.* Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomaceen). — In: Hanstein Bot. Abhandl. Morphol. u. Physiol., Bonn, 1871, Bd 2, N I, S. 1—189. — *Rabenhorst L.* Die Süsswasser-Diatomaceen (Bacillarien) für Freunde der Microskopil. Leipzig: Edward Kummer, 1853. S. 1—72. — *Rabenhorst L.* Flora Europaea algarum aque dulcis et submarinae. Lipsiae, 1864—1868. 359 S. — *Ross R., Sims P. A.* The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. — Brit. Phycol. J., 1972, vol. 7, p. 139—163. — *Ross R., Sims P. A.* Observations on family and generic limits in the *Centrales.* — Beih. Nova Hedw., 1973, Hf 45, p. 97—130. — *Round F. E.* On the diatom genera *Stephanopyxis* Ehr. and *Skeletonema* Grev. and their classification in a revised system of the *Centrales.* — Bot. Mar., 1973, vol. 61, p. 148—154. — *Round F. E.* Some aspects of the origin of diatoms and their subsequent evolution. — BioSystems, 1981, vol. 14, p. 483—486. — *Round F. E., Crawford R. M.* The lines of evolution of the *Bacillariophyta.* I. Origin. II. — The centric series. — Proc. Roy · Soc. London, 1981, IB, vol. 211, p. 237—260; 1984, IIB, vol. 221, p. 169—188. — *Round F. E., Sims P. A.* The distribution of diatom genera in marine and freshwater environments and some evolutionary considerations. — Proc. 6th Symp. recent and fossil diatoms. Koenigstein, 1981, p. 301—320.— *Schütt F. Bacillariales (Diatomeae).* — In: *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1896, Bd 1, S. 31—150. — *Silva P. C.* Classification of algae. — In: Physiology and Biochemistry of algae. New York, 1962, Append. A. — *Simonsen R.* Ideas for a more natural system of the centric diatoms. — Beih. Nova Hedw., 1972, Hf 39, p. 37—54. — *Simonsen R.* The diatom plankton of the Indian Ocean expedition of R/V «Meteor» 1964—1965. «Meteor» Forsch.-Ergebn., 1974, Ser. D, N 19, S. 1—107. — *Simonsen R.* The diatom system: ideas on phylogeny. — Bacillaria, 1979, vol. 2, p. 9—71. — *Smith H. L.* Conspectus of the families and genera of the *Diatomaceae.* — The Lens. Chicago, 1872, vol. 1, p. 1—19, 72—93, 154—157. — *Stanly S. M.* Chronospecies longevities, the origin of genera and the punctuational model of evolution. — Paleobiology, 1978, vol. 4, p. 26—40. — *Stosch H. A.* An emended terminology of the diatom girdle. — Beih. Nova Hedw., 1975, Hf 53, p. 1—28. — *Tappan H.* The paleobiology of plant protists. San Francisco: W. H. Freeman and Co., 1980. 1028 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 VII 1985

SUMMARY

Current diatom classifications have been reviewed, and the principles of their construction have been discussed. The problem of classification of *Bacillariophyta* from the view point of modern systematics is outlined.

УДК 581.524.44 : 12

К. А. Куркин

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ КОНКУРЕНЦИЯ. СИСТЕМНАЯ ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ ПАРЦИАЛЬНЫМИ ДАВЛЕНИЯМИ КОНКУРЕНЦИИ ЗА РАЗЛИЧНЫЕ РЕСУРСЫ

K. A. KURKIN. PHYTOCOENOTICAL COMPETITION. SYSTEMIC RELATIONS AMONG PARTIAL PRESSURES OF COMPETITION FOR VARIOUS RESOURCES

Между парциальными конкуренциями за различные ресурсы в фитоценозах существует системная взаимосвязь. Основным методом ее изучения является экспериментальный. Результаты экспериментов показывают, что имеются верхний и нижний пороги интенсивности поступления в фитоценоз каждого из ресурсов, при переходе через которые конкуренция практически прекращается. В пределах между этими порогами увеличение поступления одного из ресурсов ослабляет конкуренцию за него непропорционально слабо, но усиливает конкуренцию за остальные ресурсы. Напротив, уменьшение поступления одного из ресурсов непропорционально резко усиливает конкуренцию за него и вместе с тем ослабляет конкуренцию за остальные ресурсы. При умеренном дефиците всех ресурсов имеет место взаимное ослабление давления всех парциальных конкуренций.

Фитоценотическая конкуренция есть системное единство режима дефицита вещественно-энергетических ресурсов, создаваемого поглощением их фитоценозом, с обратным воздействием на фитоценоз им же созданного режима дефицита (Куркин, 1976, 1984). Фитоценотическая конкуренция представляет собой интеграл конкурентных взаимодействий всех популяций, включенных в фитоценоз, т. е. она является «диффузной»,[1] и потому можно говорить о ее «давлении», притом фитоценотическая конкуренция осуществляется одновременно за весь комплекс вещественно-энергетических ресурсов (Василевич, 1979), т. е. является многофакторной. Поэтому, с одной стороны, целесообразно вести раздельный учет парциальных давлений конкуренции (за каждый из ресурсов). Этому была посвящена наша более ранняя работа (Куркин, 1984), но, с другой стороны, необходимо найти способ оценки интегрального давления многофакторной конкуренции в целом. Для этого прежде всего следует установить наличие или отсутствие взаимосвязи между парциальными давлениями конкуренции за различные ресурсы. Если парциальные давления изменяются независимо друг от друга, то интегральное давление конкуренции может быть приравнено к их сумме. Если же парциальные давления взаимосвязаны друг с другом, то суммарный способ оценки интегрального давления конкуренции становится весьма проблематичным.

В настоящей статье не только констатируется наличие весьма тесной взаимосвязи между парциальными конкуренциями, но и рассматриваются механизмы этой взаимосвязи.

Наилучшим методом изучения взаимосвязей между давлениями парциальных конкуренций является экспериментальный: изменяя тем или иным способом давление конкуренции за один ресурс, можно фиксировать наличие или отсутствие изменений давления конкуренции за остальные ресурсы. Изменить давление фитоценотической конкуренции за любой ресурс можно, изменив интенсивность либо его потребления фитоценозом, либо его поступления в фитоценоз.

---

[1] Диффузная конкуренция — общее влияние, которое каждая популяция испытывает со стороны всех остальных популяций сообщества, результат суммарной конкуренции всех видов (Пианка, 1981).

Наиболее просто увеличить поступление в фитоценоз почвенных ресурсов. Так, орошение увеличивает поступление влаги, а внесение удобрений — элементов минерального питания. Общеизвестно, что и орошение (при дефиците почвенной влаги), и внесение с удобрениями элементов питания (при дефиците их доступных соединений в почве) увеличивают продуктивность надземной массы и соответственно усиливают конкуренцию за свет. Это усиление давления конкуренции за свет можно оценивать различными параметрами, как фитоценотическими (увеличение проективного покрытия травостоев, индекса их листовой поверхности, изменение соответствующих параметров древостоев), так и экологическими (величиной фотосинтетически активной радиации, достигающей поверхности почвы). В литературе накопилось огромное количество данных этого рода. К сожалению, они пока еще ждут своего анализа под углом зрения закономерностей конкуренции.

Естественно предположить, что при увеличении поступления в фитоценоз какого-либо одного почвенного ресурса обостряется конкуренция не только за свет, но и за те почвенные ресурсы, поступление которых не возрастает (Работнов, 1965; Титов, 1982).

И действительно, если, например, орошением устранить дефицит влаги, то усиливается конкуренция не только за свет, но также и за доступные формы элементов питания (прежде всего азота и калия). При орошении злаковых травостоев рост их и соответственно конкуренция за свет усиливаются незначительно (Куркин, Бобнева, 1974), поскольку рост травостоев лимитируется усилением конкуренции за азот. Но при наличии в фитоценозе отзывчивых на орошение бобовых (например, клевера ползучего), имеющих автономный источник азотного питания, орошение даже без удобрений резко увеличивает продукцию надземной массы и соответственно усиливает конкуренцию за свет. Однако при этом обостряется конкуренция не только за свет, но и за доступный калий. Это ведет со временем к вытеснению первоначально разросшихся благодаря орошению бобовых злаками, более мощными в конкуренции за калий (Куркин, Медведева, 1983).

При внесении на луга только азота (как без орошения, так и особенно в сочетании с орошением) урожайность травостоев и соответственно конкуренция за свет резко возрастают, и тем сильнее, чем выше дозы азота. При этом в первый период верховые злаки получают в фитоценозах преобладание над низовыми из-за большей отзывчивости на обилие азота и преимущества в конкуренции за свет. Однако обусловленный обилием азота усиленный рост травостоя влечет за собой повышенное поглощение фосфора и особенно калия.[2] По мере истощения в почве запасов доступных растениям соединений этих элементов конкуренция за них обостряется. Но в этой конкуренции преимущество оказывается уже на стороне низовых дернообразующих злаков, которые в конечном счете и вытесняют верховые (Куркин, Медведева, 1983). Иначе говоря, одностороннее внесение азотных удобрений в итоге обостряет конкуренцию не столько за свет, сколько за P и особенно K (Куркин, Медведева, 1983; Хейн, 1984; Работнов, 1984). Аналогичный эффект дает многолетнее одностороннее внесение из года в год NP или NK: в первом случае с годами все более обостряется конкуренция за K, во втором — за P (Гудков, 1984). В отношении урожайности агроценозов З. И. Журбицкий (1963) отмечает фактически ту же закономерность: при внесении двух элементов питания урожай лимитируется имеющимися в почве запасами третьего элемента.

Взаимосвязь между парциальными конкуренциями за различные ресурсы вызывается не только тем, что они поглощаются в определенных соотношениях, но и тем, что и растения, и фитоценозы в целом перестраиваются (как морфологически, так и физиологически) соответственно складывающимся экологическим ситуациям на преимущественное поглощение тех ресурсов, которые оказываются в первом минимуме, обостряя до предела конкуренцию именно за эти лимитируемые ресурсы и соответственно ослабляя конкуренцию за остальные ресурсы.

---

[2] Подобно тому, как при химическом синтезе элементы или соединения вступают между собой в реакцию в строго определенном соотношении, растения синтезируют органическое вещество своих тканей за счет поглощения из почвы N, P и K в соотношениях, которые закреплены генетически (Лавриченко, 1971; Журбицкий, Лавриченко, 1982; Куркин, 1980).

Так, на неорошаемом и неудобряемом лугу, где конкуренция за свет явно ослаблена, корневая конкуренция за влагу и элементы питания обострена. Это находит свое выражение не только в том, что в почве обнаруживается хронический дефицит доступных растениям форм N, P и K, а также влаги, но и в значительной массе конкурирующих друг с другом поглощающих корней, опушенных корневыми волосками (см. таблицу). При внесении в почву NPK, но без орошения усиливается конкуренция не только за свет, но и за влагу. Последнее выражается в резком увеличении массы конкурирующих корней (опушенных корневыми волосками), причем особенно резко — в верхних и нижних почвенных горизонтах (см. таблицу). При орошении, но без удобрений разрастаются бобовые. При этом конкуренция за влагу исчезает, но усиливается за ионы калия и азота, освобождающиеся в результате разложения корней и надземных остатков. Следствием этого является резкое уменьшение конкурирующих корней в нижних почвенных горизонтах (индикатор отсутствия конкуренции за влагу) и увеличение их массы в слое 10—20 см (см. таблицу). Наконец, при обильном орошении и внесении NPK корневая конкуренция сводится к минимуму, но зато резко усиливается конкуренция за свет. Это находит свое отражение в обилии доступной влаги и доступных форм NPK, а также в резком увеличении надземной массы при минимуме массы конкурирующих корней (см. таблицу).

Количество и послойное распределение массы (ц/га) конкурирующих (поглощающих, т. е. с живыми корневыми волосками) корней по вариантам опыта с удобрением и орошением краткопоемного луга (при порционно-пастбищном использовании)

Глубина, см	Без орошения		Орошение при снижении влажности почвы до 80—85 % от ее наименьшей влагоемкости	
	без удобрений	с внесением $N_{405}P_{45}K_{120}$	без удобрений	с внесением $N_{405}P_{45}K_{120}$
0—5	6.01	9.59	2.82	3.48
5—10	1.69	3.18	0.90	0.96
10—20	0.30	1.07	1.27	0.24
20—30	0.70	0.86	0.77	0.39
30—40	0.40	0.15	0.22	0.33
40—50	0.12	0.41	0.05	0.12
50—60	0.27	0.27	0.05	0.16
60—70	0.07	0.20	0.04	0.07
70—80	0.004	0.22	0.01	0.01
80—90	0.003	0.23	0.04	0.004
90—100	0.18	0.51	0.01	0.02
Всего	9.747	16.690	6.180	5.789

Ослабить фитоценотическую конкуренцию за те или иные ресурсы можно не только путем их дополнительного внесения, но и путем ослабления их поглощения фитоценозом. Так, например, на лугах энергетическая конкуренция ослабляется ежегодно и притом неоднократно через скашивание или стравливание травостоев. Ослабление корневой конкуренции в лесах достигается траншейной обрезкой корней деревьев. Она дает эффект, аналогичный орошению и внесению удобрений: 1) в почве повышается содержание влаги и доступных форм NPK; 2) в травяно-кустарничково-моховом покрове разрастаются виды трав, сочетающие теневыносливость с влаголюбием и нитратофильностью; 3) эти виды создают более или менее сомкнутые травостои, в которых конкуренция за скудный свет обостряется до предела (Карпов, 1962, 1969).

Для того чтобы в эксперименте усилить фитоценотическую конкуренцию за те или иные ресурсы (с тем, чтобы выяснить, как это отразится на конкуренции за остальные ресурсы), необходимо, очевидно, уменьшить их поступление в фитоценоз. В отношении света это сделать нетрудно (Якшина, 1983). При этом у подроста деревьев отмечается недоразвитие корневой системы, а следовательно, и соответствующее ослабление корневой конкуренции. Мы проводили пересадки дернины с луга под полог ельника-кисличника на изолированные от конкуренции со стороны корней ели площадки. Освещенность пересаженного лугового травостоя при этом уменьшилась в 20 раз (до 5% от полной). Через год травостой под влиянием энергетической конкуренции сильно изредился: его проективное покрытие уменьшилось в 6 раз (до 15 %). При этом наблюдалась крайне сильная этиоляция уцелевших луговых трав (главным образом *Taraxacum officinale*). Поскольку этиоляция всегда сопровождается редукцией корневых систем, можно полагать, что корневая конкуренция уменьшилась даже в большей степени, чем проективное покрытие травостоя. Таким образом, уменьшение освещенности, обостряя конкуренцию за свет, резко ослабляет корневую конкуренцию.

Уменьшить поступление почвенных ресурсов в полевых экспериментах значительно труднее. Однако анализ экологических ситуаций острого дефицита тех или иных почвенных ресурсов, обусловленного экотопически, ясно показывает, что при этом конкуренция за прочие ресурсы резко ослабляется. Так, например, в пустынях, где в минимуме находится влага, практически отсутствует конкуренция и за свет и за элементы питания. В луговых фитоценозах на бедных почвах в минимуме оказываются элементы минерального питания, и ассимиляты направляются в основном на развитие густой сети конкурирующих корней, до предела обостряющих конкуренцию за NPK, при одновременной редукции надземных органов и соответственном ослаблении энергетической конкуренции (Куперман, 1969; Титлянова, 1977; Куркин, 1980, 1984), поэтому в олиготрофных фитоценозах преобладают виды трав, у которых редукция фотосинтезирующего аппарата в пользу корневых систем, утилизирующих элементы минерального питания автотрофно или микотрофно, закреплена конституционно (*Nardus stricta*, *Festuca ovina* и др.).

Таким образом, все вышеизложенное свидетельствует об органической взаимосвязи между парциальными давлениями конкуренции за различные ресурсы-факторы. Наличие этой взаимосвязи предопределяет заведомую некондиционность моделей однофакторной конкуренции в приложении к фитоценозам, несоответствие результатов, полученных использованием этих моделей, реальным фактам, поэтому необходимо присоединиться к мнению В. И. Василевича (1983) о том, что применительно к фитоценозу «идею изображать экологическую нишу в виде гиперобъема в многомерном пространстве, где осями служат отдельные экологические факторы, нельзя считать конструктивной, так как она переоценивает независимость экологических факторов» (с. 209). В противовес модели многомерного экологического пространства с независимыми друг от друга осями-факторами необходимо сформулировать **закон системной взаимосвязи и взаимозависимости парциальных конкуренций при многофакторной фитоценотической конкуренции:** ослабление конкуренции за данный фактор-ресурс усиливает (а усиление ослабляет) конкуренцию за остальные факторы-ресурсы.

Из этого закона взаимосвязи логически (дедуктивно) вытекает ряд следствий, подтверждаемых эмпирическими данными.

Первое следствие можно сформулировать так: если ослаблен (или полностью «снят») дефицит не одного, а двух факторов-ресурсов, то фитоценотическая конкуренция за остальные факторы-ресурсы усиливается вдвойне. Так, снятие для лугового фитоценоза дефицита и влаги (орошением), и азота, и фосфора, и калия (систематическими подкормками сбалансированно высокими дозами NPK) многократно повышает продуктивность травостоя, до предела увеличивает индекс листовой поверхности и за счет этого усиливает давление энергетической конкуренции настолько, что устойчивое сосуществование в ценозе многих видов становится невозможным: в такой ситуации даже незначительные преимущества в конкуренции за свет одного вида приводят к конкурентному исключению остальных (Куркин, 1983, 1984). Так, например, в нашем опыте на фоне орошения и сбалансированно высоких доз удобрений ($N_{300}P_{90}K_{210}$), практически «аннулирующих» корневую конкуренцию за все основные почвенные ресурсы и соответственно многократно усиливающих конкуренцию за свет, из состава четырехчленной травосмеси с равным соотношением компонентов (ежа сборная Дединовская 4, овсяница луговая Дединовская 8, кострец безостый Дединовский 3 и люцерна желтая Дединовская) уже на 2-й год практически полностью была вытеснена люцерна желтая, на следующий год — овсяница луговая, а на 4-й — получившая преобладание ежа сборная начала вытеснять и кострец безостый (Куркин, 1983).

Второе следствие: если в минимуме находятся не один, а два и более различных ресурсов, то давление конкуренции за них взаимно ослабляется, поскольку дефицит каждого из факторов ослабляет конкуренцию за все остальные, в том числе и за те, которые также находятся в минимуме. Можно предположить, что это ослабление парциальных конкуренций будет особенно выражено тогда, когда в минимуме будут находиться все почвенные факторы. Факты подтверждают и это дедуктивно выведенное следствие. Примером могут служить фитоценозы луговых степей, в которых конкуренция с примерно равной интенсивностью происходит и за влагу, и за элементы питания, и за свет. Согласно вышесформулированному следствию, все эти парциальные конкуренции должны взаимоослаблять друг друга, ослаблять конкурентное исключение. Отражением этого является высокая видовая насыщенность фитоценозов луговых степей. Иначе говоря, многовидовые лугово-степные фитоценозы оказываются конкурентно деспециализированными: они не настолько затеняют почву, чтобы исключить произрастание розеточных гелиофилов, не настолько ухудшают азотный режим почвы, чтобы исключить умеренных нитрофилов, и имеют не настолько жесткий режим дефицита влаги, чтобы исключить произрастание луговых мезофитов. Вместе с тем: 1) дефицит света в этих ценозах все же достаточно выражен, чтобы препятствовать господству плотнокустовых злаков, являющихся «специалистами» по созданию жесткого режима корневой конкуренции (Куркин, 1973, 1976, 1984); 2) режим корневой конкуренции в них достаточно интенсивен для того, чтобы препятствовать господству и мощному развитию ярко выраженных нитратофилов, являющихся «специалистами» по созданию жесткого режима конкуренции за свет (Куркин, 1984).

Именно в таких конкурентно-деспециализированных фитоценозах наиболее полно реализуются возможности сосуществования видов с различной (но умеренной) конкурентной специализацией, конкурентно уравновешивающих друг друга, оказывающихся конкурентно равноценными, точнее «равносильными». Возможности эти многообразны. Так, например, нередко отмечается синэдификаторное сосуществование верховых злаков и крупного разнотравья, низовых злаков и видов мелкого разнотравья. При этом злаки имеют конкурентные преимущества в утилизации почвенных ресурсов, а разнотравье компенсирует это перехватом света за счет более широких и более горизонтально расположенных листовых пластинок (Куркин, 1968, 1976). На лугах конкурентно сосуществуют также верховые (высокорослые) и низовые (низкорослые) злаки. При этом верховые злаки занимают «господствующие» ценотические позиции в надземной сфере, затеняя низовые. Последние, однако, «компенсируют» это конкурентными преимуществами в подземной сфере; создавая дернину, они перехватывают у верховых более глубоко укореняющихся злаков азот, фосфор и калий, а также влагу осадков или кислород воздуха (Куркин, 1968, 1976; Куркин, Медведева, 1983).

Теоретически возможны и иные — динамические — механизмы конкурентного сосуществования видов. Так, одно из следствий уравнений Лотки—Вольтерра предусматривает возможность устойчивого сосуществования двух видов, конкурирующих в рамках одной и той же экологической ниши, при том условии, что каждый вид подавляет увеличение собственной численности сильнее, чем увеличение численности другого вида (Варли и др., 1978). В свое время Б. П. Колесников (1956) обнаружил именно такую парадоксальную ситуацию в условиях кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока, где, по его данным, *Pinus koraiensis* возобновляется в основном под пологом *Tilia manshurica*, а последний в свою очередь — под пологом *Pinus koraiensis*. Один из вероятных механизмов этого явления сводится к следующему: вечнозеленый подрост кедра под пологом липы может использовать для эффективного фотосинтеза весенний период (до распускания листьев у липы), а подрост липы под пологом кедра в летний период подвергается меньшему затенению, чем под материнским пологом.

Своеобразную динамику взаимозамещения в рамках синузии дубравного широкотравья описала Н. А. Торопова (1977) у *Aegopodium podagraria* и *Mercurialis perennis*. У *M. perennis* она обнаружила «склонность» в процессе вегетативного размножения к самоуплотнению куртин (за счет центростремительно направленных отбегов), приводящему в конце концов к самоугнетению и самоизреживанию побегов в куртинах. В эти самоизреживающиеся куртины *M. perennis* и внедряется *Aegopodium podagraria*.

В луговых фитоценозах два вида могут устойчиво сосуществовать даже при интенсивной конкуренции за один и тот же фактор, если благодаря различиям в биологии и морфологии между ними имеет место периодическое чередование конкурентного преимущества. Это было показано на примере устойчивого сосуществования смешанной заросли *Trifolium repens* и *T. fragiferum*: первый быстрее отрастал и быстрее достигал максимальной облиственности, а второй имел более длинные черешки с более высоко посаженными листочками, за счет чего в конце периода отрастания выходил из затенения в верхний ярус, в свою очередь притеняя конкурента (Harper, Clatworthy, 1963; Одум, 1975). В травосмеси ежи сборной и костреца безостого мы обнаружили сходную ситуацию: после скашивания ежа сборная отрастала очень быстро, создавая затенение. Напротив, у костреца безостого преобладают удлиненные вегетативные побеги, после срезания которых отрастание идет только за счет почек на корневищах, поэтому у костреца безостого после каждого скашивания шильца появляются лишь через неделю и в первый период отрастания они оказываются под пологом ежи сборной. Однако затем отрастание побегов костреца безостого идет с большей скоростью, благодаря чему они выходят из-под полога ежи сборной, в свою очередь притеняя ее. Вполне возможно, что подобные динамические компенсации, определяющие конкурентную равноценность соперников, играют значительную роль и в естественных синэдификаторных луговых фитоценозах (Куркин, 1976), а может быть, и в смешанных лесных. К сожалению, исследований в этом направлении крайне мало, хотя они представляют и теоретический, и практический интерес.

В переменно-эдификаторных луговых фитоценозах устойчивое сосуществование экологически различных эдификаторов-конкурентов обеспечивается разногодичными флуктуациями экологических условий, ставящих конкурентов попеременно в положение то «вытесняемых», то «вытесняющих» (Куркин, 1976). Подобные фитоценозы благодаря своей стабилизированной продуктивности (за счет компенсационных изменений ботанического состава по годам) представляют огромный интерес как натурные модели травосмесей со стабилизированной по годам продуктивностью. Однако исследований динамики конкурентных отношений в таких ценозах практически нет. Более того Р. Уиттекер (1980) полагает, что в таких ценозах конкуренция вообще отсутствует. Ошибочность таких представлений была показана нами ранее (Куркин, 1976).

В лесных фитоценозах имеет место сосуществование конкурентно-мощных эдификаторов древесного яруса с конкурентнослабыми, но чрезвычайно толерантными эдификаторофилами и эдификаторотерпцами нижних ярусов.

Конкурентному исключению видов из фитоценозов могут противостоять и консортивные связи. Так, например, на лугах Барабинской лесостепи в многолетние периоды, характеризующиеся обилием осадков, явное преобладание получают злаки. Однако периодически происходящие здесь вспышки массового размножения нестадных саранчовых, приуроченные к многолетним засушливым периодам, нанося сильнейшие повреждения злакам, временно превращают эти луга в почти чисто разнотравные (Куркин, Стебаев, 1959; Куркин, 1976).

Следует отметить, что и в мире животных может иметь место устойчивое сосуществование двух или более видов в одной и той же экологической нише при условии, что конкуренция между ними не «сфокусирована» на каком-то одном ресурсе, а идет за целый комплекс различных ресурсов: у видов обнаруживается при этом «конкурентная специализация», приводящая к их интегральной конкурентной равноценности, равносильности. Примером может служить устойчивое сосуществование «колоний» земляных муравьев Lasius flavus и L. niger (Куркин, 1954, 1976; Pontin, 1969; Варли и др., 1978). Эти виды настолько многоядны, что их иногда считают всеядными. В цепях питания они выступают одновременно и как фито-, и как зоофаги. Кроме того, для них особенно характерен трофобиоз с тлями, который вообще не укладывается в рамки существующих классификаций типов питания, причем L. flavus относится к трофобионтам с факультативной зоофагией, а L. niger — к зоофагам с факультативным трофобиозом. Конкуренция между ними была доказана экспериментально (Pontin, 1969; Варли и др., 1978). И несмотря на это, они устойчиво сосуществуют в одной многофакторной экологической нише. Наши многолетние наблюдения в Барабинской лесостепи показали, что динамика экотопов приводит к тому, что в одних ситуациях L. niger замещает L. flavus, поселяясь в оставляемых им земляных муравейниках, а в других, наоборот, L. niger оказывается пионером, создающим первичные земляные холмики, но затем замещается в них менее подвижным и ведущим чисто подземный образ жизни L. flavus (Куркин, 1954, 1976).

В многовидовых полидоминантных фитоценозах давление конкуренции создается не отдельными доминантами, а фитоценозом как целым. Поскольку сосуществование в этих фитоценозах многих содоминантов, видимо, сопряжено с их конкурентной специализацией, в таких фитоценозах давление конкуренции в целом оказывается деспециализированным, поэтому оно обладает слабым конкурентноисключающим воздействием и позволяет длительно сохраняться в ценозе даже экологически реликтовым видам (Куркин, 1976). В таких фитоценозах конкурентному исключению противостоит пространственное исключение. Сущность последнего состоит в том, что для конкурентного исключения даже угнетенных взрослых особей экологически реликтовых видов требуется более сильное и более длительное конкурентное давление, чем для конкурентного исключения всходов любых даже самых экологически актуальных видов (Куркин, 1976, 1984; Василевич, 1979, 1983).

Конкурентная ситуация кардинально изменяется тогда, когда дефицит какого-либо из почвенных ресурсов явно преобладает. Тогда находятся «специалисты» по конкуренции именно за этот ресурс. Они не только получают явное преобладание в ценозе, но и обостряют дефицит этого ресурса, резко усиливая парциальное давление конкуренции за него. В таких ситуациях механизм конкурентного исключения начинает «работать» весьма эффективно: создаются моно- или олигодоминантные фитоценозы с господством эдификаторов соответствующей конкурентной специализации: белоусники, ковыльные и ковыльно-типчаковые степи и т. п.

Рассмотрим теперь более подробно, как воздействует уменьшение или увеличение скорости поступления в фитоценоз какого-либо ресурса на конкуренцию за этот ресурс. Казалось бы, ответ ясен: конкуренция за него будет соответственно усиливаться или ослабляться. Однако реальная динамика оказывается сложнее, чем это можно предположить. При умеренном уменьшении поступления ресурса конкуренция за него возрастает непропорционально резко. Так, например, при умеренном затенении подроста деревьев его листовая поверхность не только не уменьшается, а, напротив, увеличивается; притом теневыносливый подрост образует листовую мозаику, что до предела обостряет конкуренцию за свет. При резком ослаблении интенсивности света создается иная ситуация. Так, в наших опытах по пересадке дернины с луга под полог ельника-кисличника травостой вследствие гибели луговых гелиофилов изредился настолько, что давление конкуренции за свет в нем фактически исчезло. Однако в подобных ситуациях обычно рано или поздно находятся «специалисты», способные нормально развиваться в создавшихся условиях острого дефицита ресурса. В данном случае место изредившихся луговых трав позднее занял *Oxalis acetosella*, в конечном счете создавший в приземном слое режим усиленной до предела световой конкуренции.

Аналогичные закономерности имеют место и при уменьшении поступления тех или иных почвенных ресурсов: рано или поздно конкуренция за них обостряется до предела за счет перестройки фитоценозов в сторону господства специалистов по созданию конкурентного дефицита этих ресурсов.

Важно отметить, что «специалисты» по созданию конкурентного дефицита тех или иных почвенных ресурсов благодаря своим морфофизиологическим особенностям обычно весьма чувствительны к дефициту света (Куркин, 1976, 1984). Так, и олиготрофы, и ксерофиты обычно весьма гелиофильны, поэтому они, как правило, получают преобладание лишь при достаточно выраженном дефиците соответствующего ресурса, исключающем их затенение «ресурсофилами». Так, на бедных кислых почвах преобладание получают такие плотнокустовые злаки, как *Nardus stricta*, до предела обостряющий конкуренцию за дефицитные элементы питания, конкурентно исключая большинство прочих видов. То же касается ксерофитов типа ковылей, которые получают преобладание в условиях настоящих степей, где они за счет перехвата влаги конкурентно исключают многие другие виды.

Однако если поступление какого-либо ресурса становится чрезмерно скудным, падая ниже порога устойчивости к нему даже самых толерантных эдификаторов, то конкуренция фактически исчезает: ценоз деградирует или в нем получают преобладание виды, способные вообще обходиться без экотопического источника данного ресурса (при чрезмерном дефиците света — сапрофиты, при чрезмерном дефиците азота — насекомоядные и «самоутилизирующие» организмы типа сфагновых мхов, при чрезмерном дефиците влаги — суккуленты и т. п.).

Если при умеренном уменьшении поступления ресурса конкуренция за него возрастает непропорционально резко, то при умеренном увеличении поступления ресурса конкуренция за него, наоборот, уменьшается непропорционально слабо. Это связано с тем, что при увеличении поступления ресурса разрастаются соответствующие «ресурсофилы», способные по мере увеличения поступления ресурса поглощать его во все более возрастающих размерах, поддерживая дефицит этого ресурса даже при весьма обильном его поступлении. Это в первую очередь относится к обилию нитратного азота в почве, при котором в фитоценозах разрастаются нитратофилы, способные в этих условиях не только гипертрофически развиваться, но и накапливать нитраты в своих тканях «про запас»[3] (Куркин, Тихоненко, 1958; Куркин, 1964, 1976, 1984; Kurkin, 1977; Работнов, 1979, 1985, и др.). И все же по мере увеличения поступления нитратного азота в фитоценоз конкуренция за него хотя и слабо, но снижается, поскольку получают преобладание все более нитратофильные виды, все более требовательные к его обилию в почве и потому все менее способные к созданию его конкурентного дефицита в почве.

Ресурсопоглотительные возможности даже самых ресурсофильных фитоценозов не бесконечны, поэтому, когда поступление ресурса начинает превышать поглотительные возможности ценоза, создается неиспользуемый избыток ресурса, фактически полностью снимающий парциальную конкуренцию за него. Так, при влажности почвы выше порога замедления роста компонентов фитоценоза конкуренция за влагу фактически исчезает. Также исчезает конкуренция и за азот при наличии в почве избытка нитратов (Куркин, 1966, 1984).

В заключение зададим себе вопрос, на который ответа пока нет, что будет, если пропорционально увеличивать поступление в фитоценозы всех ресурсов? По отношению к естественным фитоценозам и даже агрофитоценозам сделать это очень трудно. Для этого необходимо не только увеличивать интенсивность освещения сверху, но и «подсвечивать» снизу (от поверхности почвы) и притом, кроме почвенных ресурсов, повышать также содержание CO_2 в приземном слое воздуха. Постановка подобных экспериментов представляет не только теоретический, но и практический интерес (например, для создания «сверхвысокопродуктивных» экосистем в космосе).

Из вышеизложенного можно сделать следующие выводы:

1. Имеются верхний и нижний пороги интенсивности поступления ресурсов в фитоценоз, при переходе через которые конкуренция практически прекращается; нижний порог обусловлен преобладанием видов, вообще обходящихся

---

[3] В последнее время та же закономерность выявляется и в отношении конкуренции за калий (Куркин, Медведева, 1983).

без данного ресурса (или имеющих автономные источники его получения), а верхний — образованием неиспользуемого избытка ресурса.

2. В пределах между нижним и верхним порогами фитоценотической конкуренции увеличение поступления какого-либо ресурса ослабляет конкуренцию за него непропорционально слабо и обостряет конкуренцию за остальные ресурсы, а уменьшение поступления какого-либо ресурса усиливает конкуренцию за него непропорционально резко, ослабляя при этом конкуренцию за остальные ресурсы.

3. При умеренном дефиците всех ресурсов имеет место эффект деспециализации фитоценотической конкуренции, выражающийся во взаимоослаблении давлений всех парциальных конкуренций (за отдельные ресурсы).

ЛИТЕРАТУРА

Варли Д. К., *Градуэлл Д. Р.*, *Хасселл М. П.* Экология популяций насекомых. М.: Колос, 1978. 222 с. — *Василевич В. И.* Почему существуют многовидовые растительные сообщества. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 3, с. 341—350. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 245 с. — *Гудков В. И.* Повышение продуктивного долголетия сеяных сенокосов в Центральном районе Нечерноземной зоны: Автореф. дис. . . . канд. с.-х. наук. М., 1984. 16 с. — *Журбицкий З. И.* Физиологические и агрохимические основы применения удобрений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 294 с. — *Журбицкий З. И.*, *Лавриченко В. М.* Определение потребности растений в питании и удобрении по соотношению NPK (обзорная информация). М.: ВАСХНИЛ, 1982. 82 с. — *Карпов В. Г.* Некоторые итоги экспериментального изучения состава и строения нижних ярусов ельника-черничника. — Проблемы ботаники, т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 258—276. — *Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 333 с. — *Колесников Б. П.* Кедровые леса Дальнего Востока. — Тр. Дальневост. фил. АН СССР, сер. бот., 1956, т. 2 (IV). 263 с. — *Куперман И. А.* К построению принципиальной схемы саморегуляции темпа накопления биомассы у наземных растений. — В кн.: Рост, развитие и устойчивость растений. Ч. 2. Иркутск: СО АН СССР, 1969, с. 30—35. — *Куркин К. А.* Земляные кочки лугов Барабы. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1954, т. 59, вып. 4, с. 33—40. — *Куркин К. А.* Обилие и жизненное состояние нитратофильных растений как индикатор богатства почвы нитратами. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 8, с. 1119—1132. — *Куркин К. А.* Факторы замкнутости луговых биогеоценозов. — В кн.: Естественные кормовые угодья СССР. М.: Наука, 1966, с. 98—116. — *Куркин К. А.* Эдификаторы и ассектаторы настоящих лугов Барабинской лесостепи. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1968, т. 73, вып. 1, с. 29—41. — *Куркин К. А.* Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 137—148. — *Куркин К. А.* Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с. — *Куркин К. А.* Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, вып. 3, с. 40—56. — *Куркин К. А.* Системное конструирование луговых травосмесей. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, вып. 4, с. 3—14. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 437—447. — *Куркин К. А.*, *Бобнева А. П.* Изменения травостоя естественных пастбищ Окской поймы под воздействием орошения и удобрения. — В кн.: Мелиорация земель Мещерской низменности. Рязань: 1974, с. 98—114. — *Куркин К. А.*, *Медведева А. С.* Экологические механизмы трансформации фитоценозов краткопоемных лугов под воздействием орошения, удобрения и режимов отчуждения. — Экология, 1983, № 6, с. 3—8. — *Куркин К. А.*, *Стебаев И. В.* Вспышка массового размножения нестадных саранчовых в Барабе и ее влияние на луговую растительность. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1959, т. 64, вып. 1, с. 51—60. — *Куркин К. А.*, *Тихоненко Т. И.* Нитратофильные растения и критерии нитратофильности. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 12, с. 1682—1689. — *Лавриченко В. М.* Соотношение элементов питания в растениях как видовое генотипическое понятие. — Вест. с.-х. науки, 1971, № 7, с. 129—133. — *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с. — *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с. — *Работнов Т. А.* Экспериментальное изучение продуктивности и состава травянистых ценозов. — В кн.: Экспериментальная геоботаника. Казань: КГУ, 1965, с. 206—252. — *Работнов Т. А.* Актуальные вопросы экологии растений. — Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 3. М., 1979, с. 5—70. — *Работнов Т. А.* О конкуренции между растениями в растительных сообществах. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1984, т. 89, вып. 5, с. 82—94. — *Работнов Т. А.* Экология луговых трав. М.: МГУ, 1985. 176 с. — *Титлянова А. А.* Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука, 1977. 222 с. — *Титов Ю. В.* Опыты с трансплантацией растений в луговые фитоценозы. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 743—752. — *Торопова Н. А.* Структура и динамика фитогенного поля ценопопуляций *Mercurialis perennis* L. и особенности взаимоотношений с *Aegopodium podagraria* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1977. 16 с. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с. — *Хейн В.* Конкурентоспособность луговых трав при удобрении. — Научн. тр. Эст. НИИ земл. и мелиорац. Т. 52 (Кормопроизводство). 1984, с. 72—85. — *Якшина А. М.* Рост и сезонное развитие ели европейской под влиянием различного затенения. — В кн.: Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М.: Наука, 1983, с. 248—261. — *Harper J. L.*, *Clatworthy J. N.* The comparative biology of closely related species. VI. Analysis of the growth of *Trifolium repens* and *T. fragiferum* in pure and mixed populations. — J. Exp. Bot., 1963, vol. 14, p. 172—

190. — *Kurkin K. A.* System approach to studies of nitrate regime in grassland biogeocoenoses. — Oecol. Plant., 1977, vol. 12, N 1, p. 23—31. — *Pontin A. J.* Experimental transplantation of nestmounds of the ant Lasius flavus (F.) in a habitat containing also L. niger (L.) and Myrmica scabrinodis Nyl. — J. Anim. Ecol., 1969, vol. 38, p. 747—754.

Дединовская опытная станция
по пойменному луговодству ВНИИ кормов
им. В. Р. Вильямса.

Получено 27 V 1985.

SUMMARY

Between partial competitions for different resources in the phytocoenoses there exist systemic interrelation, experimental method being the basic for its investigation. The results of the experiments indicate that there are upper and lower limits in the intensity of each resource supply of phytocoenosis outside of which the competition virtually ceases. Within the upper and lower limits, the increase in one resource supply reduces the competition for it unproportionally little, but hardens the competition for other resources. On the contrary, when the supply of a given resource is decreased, the competition for it is unproportionally hardened and, at the same time, the competition for the other resources is loosened. In case of a moderate deficit of all the resources, all the partial competitions are proportionally loosened.

УДК 581.3 : 582.936

И. И. Шамров

РАЗВИТИЕ ПЫЛЬНИКА У *GENTIANA LUTEA* (*GENTIANACEAE*)

I. I. SHAMROV. ANTHER DEVELOPMENT IN *GENTIANA LUTEA* (*GENTIANACEAE*)

Развитие пыльника у *Gentiana lutea* характеризуется центробежным формированием стенки, клеточным секреторным тапетумом без реорганизации, формированием фиброзных утолщений почти во всех клетках субэпидермального и сохраняющихся двух средних слоев стенки зрелого пыльника, симультанным образованием тетрад микроспор и 3-клеточными зрелыми пыльцевыми зернами. Обнаружены специфические перегородки (трабекулы), проходящие радиально через полость гнезда пыльника.

При эмбриологическом изучении сем. *Gentianaceae* выявился ряд аспектов, литературные сведения по которым отрывочны либо дискуссионны. Так, до сих пор отсутствуют подробные данные по развитию пыльника в целом, и стенки его гнезда в частности, у большинства представителей семейства. Кроме того, остается неясным вопрос о происхождении тапетума и возникновении септ, или так называемых трабекул, в пыльнике горечавковых.

Предлагаемая работа посвящена исследованию развития пыльника v *Gentiana lutea* — вида, ранее изученного лишь фрагментарно.

Материал и методика исследования

Объектом исследования явился вид *Gentiana lutea*. Материал собран в течение 1983 г. на территории участка лекарственных растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград).

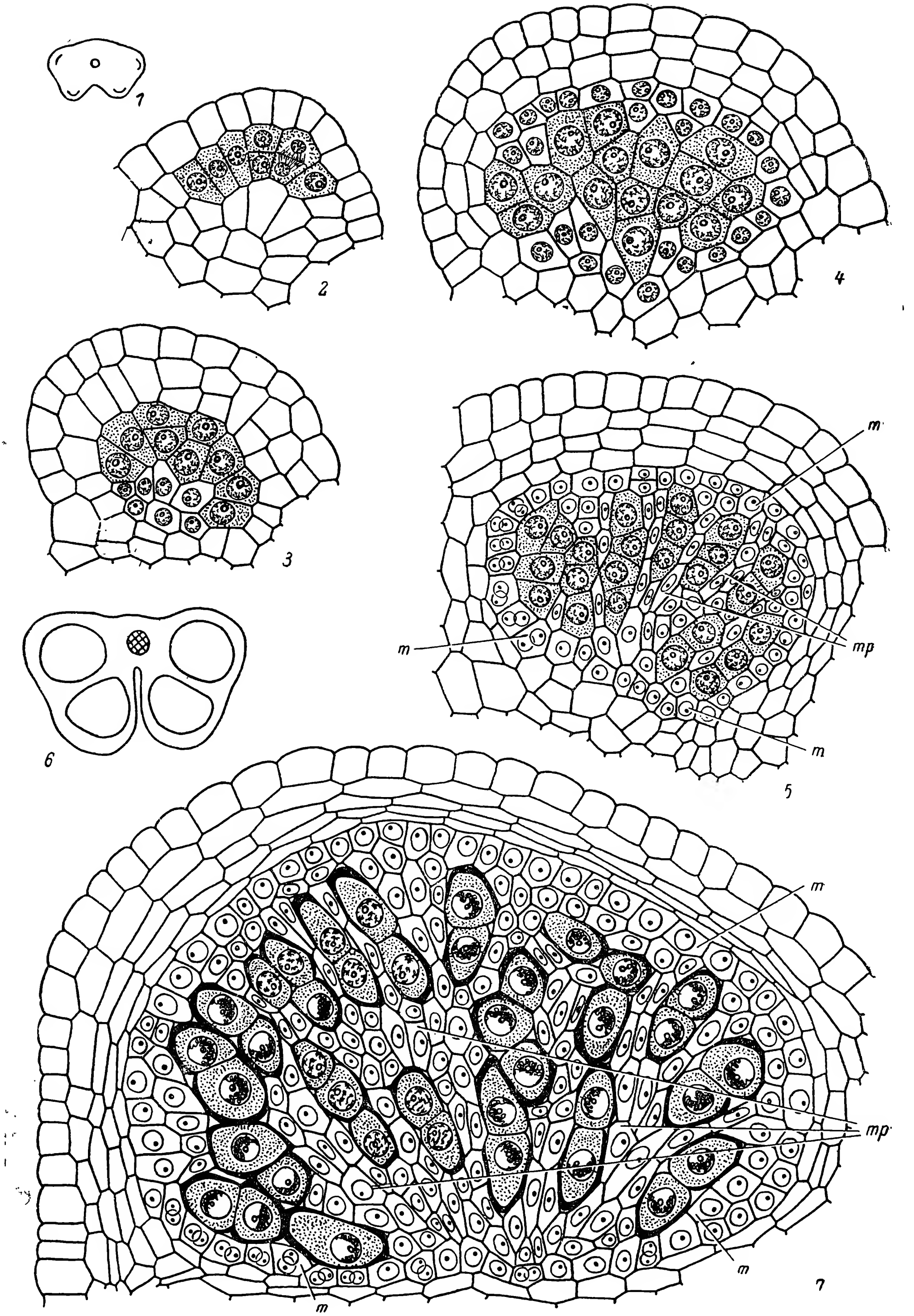
Пыльники на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA и обрабатывали по общепринятой цитоэмбриологической методике (Паушева, 1970). Развитие пыльника изучали на поперечных и продольных срезах толщиной 10—12 мкм. Препараты окрашивали генцианвиолетом по Ньютону, сафранином по Кертису, фуксин-сернистой кислотой по Фёльгену и гематоксилином по Гейденгайну. Для подкраски клеточных оболочек и цитоплазмы использовали алциановый синий, гематоксилин по Эрлиху, оранж «Ж» в гвоздичном масле, светлый зеленый и эозин. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-7У на микроскопе МББ-1А.

Результаты исследования

В цветке *G. lutea* 5 тычинок, сросшихся короткими тычиночными нитями с трубкой венчика. Пыльники удлиненные, 4-гнездные, прикрепляющиеся к нитям своим основанием, с мощно развитыми связниками.

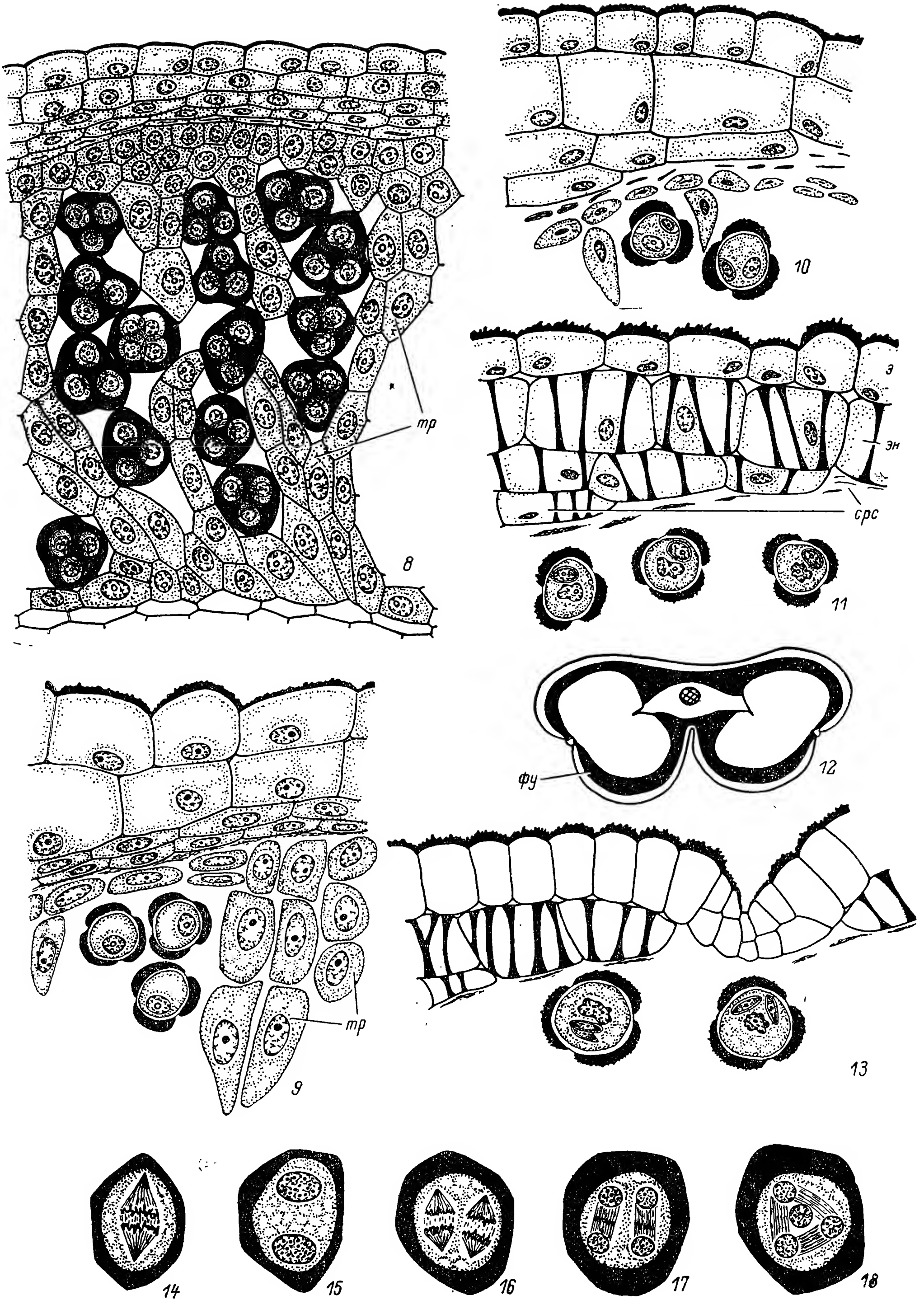
На первых этапах развития тычиночный бугорок представлен меристематической тканью, окруженной эпидермой. С увеличением размеров бугорка в нем дифференцируется проводящий пучок и образуются 4 лопасти пыльника (см. рисунок, *1*).

В субэпидермальном слое каждой лопасти пыльника дифференцируются 5—7 археспориальных клеток, располагающихся дугообразно. Среди окружаю-



Развитие пыльника у *Gentiana lutea*.

1 — схема пыльника на ранних стадиях развития; *2* — образование париетального и спорогенного слоев клеток; *3* — дальнейшее формирование стенки пыльника, увеличение числа тяжей спорогенных клеток, продолжающих сохранять дугообразное положение в гнезде пыльника; *4* — дифференциация тапетума в стенке пыльника со стороны эпидермы; *5* — образование трабекул между группами спорогенных клеток (*т* — тапетум, *тр* — трабекулы); *6* — схема пыльника на стадии профазы I мейоза в микроспороцитах; *7* — сформированная стенка пыльника, видны трабекулы, гнездо пыльника на срезе продолжает сохранять дугообразную форму;



Продолжение рисунка.

8 — фрагмент стенки пыльника на стадии тетрад микроспор, начало разрушения внутреннего среднего слоя; *9* — стадия вакуолизированных микроспор, кутикула эпидермы с шипиками, внутренний средний слой разрушился, клетки тапетума продолжают функционировать, однако клеточные оболочки не выявляются; *10*, *11* — стадия 2-клеточной пыльцы, ядро вегетативной клетки становится лопастным, тапетум и трабекулы почти разрушились, в эндотеции и двух сохраняющихся средних слоях формируются фиброзные утолщения (*э* — эпидерма, *эн* — эндотеций, *срс* — средние слои); *12* — схема зрелого пыльника перед вскрыванием, на которой показано расположение клеток с фиброзными утолщениями (*фу*); *13* — фрагмент стенки зрелого пыльника в области стомиума, пыльцевые зерна 3-клеточные; *14—18* — последовательные стадии микроспорогенеза.

щих клеток они выделяются более крупными размерами и более плотной цитоплазмой. Вскоре археспориальные клетки начинают делиться периклинально на париетальный (наружу) и спорогенный (вовнутрь) слои (см. рисунок, *2*). Антиклинальные деления в клетках париетального слоя приводят к дальнейшему разрастанию пыльника.

Следующий этап в формировании стенки гнезда пыльника обусловлен периклинальными делениями клеток париетального слоя. При этом сначала образуются два слоя: наружный и внутренний (*3*). Последний преобразуется в тапетум, а в наружном слое снова происходят периклинальные деления, дающие в итоге 3 средних слоя и эндотеций (*4*, *5*, *7*).

Таким образом, формирование стенки гнезда пыльника у *G. lutea* происходит центробежно. Сформированная стенка пыльника представлена эпидермой, эндотецием, тремя средними слоями и тапетумом.

Спорогенная ткань на первых этапах развития образована 5—7 тяжами спорогенных клеток. Первоначальное дугообразное расположение их в гнезде пыльника сохраняется, а деления в них ориентированы главным образом периклинально. В результате этого в радиальном направлении формируются ряды из 3—5 клеток (*2—6*).

Особенностью структуры пыльника *G. lutea* являются септированность его гнезд и наличие трабекул, которые радиально проходят через полость гнезда пыльника до тапетума и разделяют единую спорогенную ткань на комплексы клеток. Они образованы вытянутыми клетками с ядрами и цитоплазмой, как в клетках тапетума (*7*, *8*). Возможно, что трабекулы — это тот же тапетум, клетки которого в процессе развития как со стороны связника, так и со стороны эпидермы вклиниваются между спорогенными клетками и соединяются между собой.

В ходе развития пыльника в слоях его стенки происходят следующие изменения. Клетки эпидермы и эндотеция значительно увеличиваются в размерах, при этом на наружных стенках клеток эпидермы откладывается кутикула с шипиками разной формы и размеров. Из трех средних слоев внутренний разрушается, а два других слоя, представленные довольно крупными клетками, сохраняются в зрелом пыльнике. Несколько своеобразно строение стенки зрелого пыльника. Фиброзные утолщения формируются не только в эндотеции, но и в сохраняющихся средних слоях, а также почти во всех клетках субэпидермального и иногда нижележащих слоев пыльника. В результате этого проводящий пучок связника практически со всех сторон оказывается окруженным слоями клеток с фиброзными утолщениями (*11—13*). Тапетум у *G. lutea* в соответствии с типологией О. П. Камелиной (1980) клеточный секреторный, без реорганизации в дальнейшем (*7—13*). Первым дифференцируется тапетум из клеток меристемы со стороны связника (*3*), затем из клеток париетального слоя со стороны эпидермы (*4*). Он нерегулярно 2-слойный, его клетки 1-ядерные, реже со стороны связника 2-ядерные. Со стадии вакуолизированных микроспор с помощью использованных методик окрашивания оболочки между клетками тапетума не выявляются, однако протопласты клеток четко отграничены друг от друга (*9*). Затем происходит постепенное сжатие протопластов, разрушаются их содержимое и ядра. Сначала этот процесс захватывает клетки тапетума со стороны связника, затем трабекулы и, наконец, клетки тапетума со стороны эпидермы (*10*, *11*). В зрелом пыльнике тапетум не сохраняется (*13*).

Вскрывание пыльников происходит продольными щелями, лартрорзно (*12*). В месте вскрывания хорошо выражен стомиум, образованный клетками небольших размеров. Стенка пыльника в области стомиума состоит из клеток эпидермы и эндотеция (*13*).

Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна. Микроспороциты довольно крупные, удлиненно-округлой формы, располагаются в гнезде пыльника группами из 2—3, реже — 5 клеток (*7*). В профазе I мейоза в их оболочках начинается отложение каллозного слоя, достигающего своего максимального развития в тетрадах микроспор. Мейоз в микроспороцитах происходит без отклонений. Образование тетрад микроспор симультанное. Тетрады микроспор тетраэдральные, реже — крестообразные и изобилатеральные (*7*, *8*, *14—18*).

Особенностью микроспорогенеза у *G. lutea* является асинхронность мейоза микроспороцитов в разных гнездах пыльника. Иногда это наблюдается и в пределах одного гнезда пыльника. В гнездах пыльника, обращенных к периферии цветка, мейоз часто проходит быстрее. Кроме того, по длине пыльника снизу вверх нам удалось проследить мейотические «волны». Примеры мейотических волн: профаза I—метафаза I—анафаза I—телофаза I, телофаза I—метафаза II—анафаза II—телофаза II.

Тетрады обычно вскоре после образования распадаются на отдельные микроспоры, в которых затем происходит деление с образованием вегетативной и генеративной клеток (*10*). Последняя сначала занимает пристенное положение, в дальнейшем она отходит от стенки пыльцевого зерна, становится удлиненно-округлой, а ядро вегетативной клетки — лопастным (*11*). Спермиогенез осуществляется в пыльцевом зерне. Спермии удлиненно-веретеновидные, слегка заостренные на концах. Зрелая пыльца 3-клеточная, 3-бороздная. Оболочка пыльцевого зерна представлена интиной и экзиной с мелкошиповатой скульптурой (*13*).

Обсуждение результатов

Изучению пыльника у представителей сем. *Gentianaceae* посвящено значительное число работ. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что стенка гнезда пыльника формируется центробежно, т. е. первым в стенке гнезда пыльника дифференцируется тапетум, а затем — ее остальные слои. Тапетум у большинства видов клеточный секреторный, без реорганизации в дальнейшем. Наличие амебоидного тапетума отмечено у *Gentiana carpatica* (Schnarf, 1923), *Canscora diffusa*, *C. decussata* (Maheshwari Devi, 1962), периплазмодия — у *G. asclepiadea* (Wóycicki, 1932), *G. pedicellata*, *G. quadrifaria*, *Canscora decurrens* (Sankara Rao, Chinnappa, 1983). Возможно, что для некоторых видов семейства, действительно, характерна реорганизация клеточного секреторного тапетума в амебоидный и периплазмодий. Однако возможно, что указанные авторы, не изучив подробно развитие пыльника, рассматривают особое состояние тапетума после стадии вакуолизированных микроспор (оболочки между клетками тапетума не выявляются, но протопласты четко разграничены) как его реорганизацию в амебоидный тапетум и периплазмодий. У всех изученных до сих пор видов тетрады микроспор образуются симультанно. В семействе встречается как 2-, так 3-клеточная зрелая пыльца.

В премейотический и мейотический периоды развития в пыльниках ряда представителей сем. *Gentianaceae* (*Canscora pauciflora*, *Gentiana angustifolia*, *G. asclepiadea*, *G. cruciata*, *G. germanica*, *G. lutea*, *Swertia perennis*) возникают специфические перегородки (трабекулы), которые проходят через полость гнезд пыльников и разделяют спорогенную ткань, а затем и микроспороциты на группы клеток (Öhler, 1927; McCoy, 1949; Steffen, Landmann, 1958; Sankara Rao, 1978; Sankara Rao, Chinnappa, 1983; настоящее исследование, и др.). Наличие септированных спорангиев — довольно редкое явление среди цветковых растений, оно характерно прежде всего для некоторых плауновидных (*Isoëtes lacustris*), псилотовых (*Psilotum triquetrum*) и эвспорангиатных папоротников из сем. *Ophioglossaceae* (Bower, 1894, 1896; Caldwell, 1899; Hirmer, 1938). Трабекулы в пыльниках цветковых растений, кроме сем. *Gentianaceae*, описаны еще для семейств *Onagraceae* (Barcianu, 1875; Bower, 1896; Beer, 1906) и *Balsaminaceae* (Ottley, 1918; Carroll, 1919; Venkateswarlu, Narayana, 1955; Venkateswarlu, Lakshminarayana, 1957; Narayana, 1963, 1965).

Проблема возникновения трабекул в пыльниках сем. *Gentianaceae* неоднократно привлекала внимание исследователей. При этом выявились две точки зрения на структуру септированных пыльников и происхождение трабекул.

По данным E. Öhler (1927), у *Leiphaimos spectabilis* и *Voyria coerulea* со стороны связника выделяется многослойный комплекс, клетки которого вытянуты в радиальном направлении и вклиниваются между микроспороцитами. Автор, к сожалению, не приводит подробных сведений, однако довольно определенно высказывает мысль о том, что эти клетки являются клетками тапетума. В своей работе он делает ссылки на исследования P. Guérin (1924, 1925, 1926) о сходстве структуры пыльников изученных им видов с представителями родов *Gentiana* и *Swertia*. Следует отметить, что Guérin не дает объяснений способа образования трабекул, определяя их как перегородки, сформированные специфической стерильной тканью. При этом для *Chlora perfoliata*, *Cicendia filiformis*, *Erythraea centaurium*, в пыльниках которых трабекулы отсутствуют, он пишет о тапетуме, возникающем из париетального слоя, а у представителей родов *Gentiana* и *Swertia*, по его мнению, тапетум не дифференцируется. Однако в своих рассуждениях Guérin не всегда последователен. Так, на одном рисунке в гнезде пыльника *Chlora perfoliata* показаны трабекулы, а в подписи к нему автор указывает, что «клетки внутреннего тапетума (со стороны связника. — *И. Ш.*) объединяются с клетками наружного тапетума (со стороны эпидермы. — *И. Ш.*)». У *Hoppea dichotoma*, *H. fastigiata* (Sankara Rao, 1978, 1984) трабекулы не формируются, но клетки тапетума имеют тенденцию разрастаться в полость гнезда пыльника. Таким образом, перегородки в пыльниках представителей сем. *Gentianaceae* рассматриваются в вышеупомянутых работах как производные тапетума, хотя подробные данные о генезисе этих структур отсутствуют.

Сторонники другой точки зрения считают, что у *Swertia carolinensis* (McCoy, 1949), *Gentiana cruciata* (Steffen, Landmann, 1958) и *Canscora pauciflora* (Sankara Rao, Chinnappa, 1983) тапетум и трабекулы спорогенного происхождения, при этом периферический слой спорогенной ткани преобразуется в тапетум, а часть внутренних клеток — в трабекулы.

Отметим еще одну точку зрения на происхождение трабекул в пыльниках горечавковых. K. Sankara Rao и O. Chinnappa (1983) описали в пыльниках *Canscora pauciflora* и *Exacum pedunculatum* плацентоид, вдоль которого располагаются клетки тапетума и трабекул. Согласно результатам исследования Z. Wóycicki (1932, 1933, 1935), у *Gentiana asclepiadea* и *G. fetisowii* трабекулы образуются за счет клеток самого плацентоида, при этом его клетки веерообразно проходят между спорогенными клетками и достигают клеток тапетума со стороны эпидермы.

Сходным образом интерпретируется формирование трабекул в пыльниках семейств *Balsaminaceae* (*Hydrocera triflora*, *Impatiens fulva*, *I. maculata*, *I. radiata*, *I. tenella*, *I. sultani*) и *Onagraceae* (*Clarkia elegans*, *Eucharidium concinnum*, *Gaura biennis*, *G. micrantha*). По мнению одних исследователей (Bower, 1896; Beer, 1906; Ottley, 1918; Steffen, Landmann, 1958; Narayana, 1963, 1965), трабекулы и тапетум спорогенного происхождения, по мнению других (Barcianu, 1875; Venkateswarlu, Lakshminarayana, 1957), трабекулы представляют собой клетки тапетума, разрастающиеся вовнутрь гнезда пыльника.

На основании изучения развития пыльника у *Gentiana lutea* мы склонны поддержать точку зрения тех авторов, которые считают, что трабекулы имеют тапетальное происхождение. Однако нужны еще довольно серьезные и подробные исследования, отвечающие на вопрос, каков механизм роста клеток тапетума между спорогенными клетками, в результате которого они оказываются разделенными на небольшие группы.

Благодарю О. П. Камелину за помощь при обсуждении материалов исследования и просмотр рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Камелина О. П. Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л.. Наука, 1980. 110 с. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1970: 225 с. — *Barcianu D. P.* Untersuchungen über die Blütenentwicklung der *Onagraceae*. — In: *Shenk A.*, *Luerssen C.* Mitteilungen aus dem Gesamtgebiete der Botanik. Leipzig, 1875, Bd 2, S. 81—129. — *Beer R.* On the development of the pollen grain and anther of some *Onagraceae*. — Beih. Bot. Zbl, 1906, Bd 19, S. 286—313. — *Bower F. O.* Studies in the morphology of spore-producing members. I. *Equisetineae* and *Lycopodiineae*. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 1894, vol. 185, p. 473—572. — *Bower F. O.* Studies in the morphology of sporeproducing members. II. *Ophioglossaceae*. London, 1896. 86 p. — *Caldwell O. W.* On the life history of *Lemna minor*. — Bot. Gaz., 1899, vol. 27, N 1, p. 37—66. — *Carroll F. B.* The development of the chasmogamous and cleistogamous flowers of *Impatiens fulva*. — Contr. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania, 1919, vol. 4, p. 144—183. — *Guérin P.* Le développement de l'anthère et du pollen chez *Gentianacées*. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1924, t. 179, p. 1620—1622. — *Guérin P.* L'anthère des *Gentianacées*. Développement du sac pollinique. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1925, t. 180, p. 852—854. — *Guérin P.* Le développement de l'anthère chez les *Gentianacées*. — Bul. Soc.

Bot. France, 1926, t. 73, p. 5—18. — *Hirmer M. Psilotinae. Articulatae.* — In: *Verdoorn F.* Manual of pteridology. Hague: M. Nijhoff, 1938, p. 506—521. — *Maheshwari Devi H.* Embryological studies in *Gentianaceae* (*Gentianoideae* and *Menyanthoideae*). — Proc. Ind. Acad. Sci., B, 1962, vol. 56, N 4, p. 195—216. — *McCoy R. W.* On the embryology of *Swertia carolinensis.*— Bul. Tor. Bot. Club, 1949, vol. 76, N 6, p. 430—439. — *Narayana L. L.* Contributions to the embryology of *Balsaminaceae* (1). — J. Ind. Bot. Soc., 1963, vol. 42, N 1, p. 102—109. — *Narayana L. L.* Contributions to the embryology of *Balsaminaceae* (2). — Jap. J. Bot., 1965, vol. 40, N 4, p. 104—116. — *Öhler E.* Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen. — Planta, 1927, Bd 3, Hf 4, S. 641—733. — *Ottley A. M.* A contribution to the life history of *Impatiens sultani.* — Bot. Gaz., 1918, vol. 66, N 4, p. 289—317. — *Sankara Rao K.* Gametophytes in *Hoppea dichotoma* Willd. — Cur. Sci., 1978, vol. 47, N 20, p. 786—788. — *Sankara Rao K.* Reproductive morphology of *Hoppea fastigiata* C. B. Clarke. — Proc. Ind. Acad. Sci., 1984, vol. 93, N 1, p. 43—51. — *Sankara Rao K., Chinnappa C. C.* Studies in *Gentianaceae.* Microsporangium and pollen. — Can. J. Bot., 1983, vol. 61, N 1, p. 324—336. — *Schnarf K.* Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. IV. Über Verhalten des Antherentapetums einiger Pflanzen. — Öster. Bot. Zeitschr., 1923, Bd 72, Hf 1—5, S. 242—245. — *Steffen K., Landmann W.* Entwicklungsgeschichtliche und cytologische Untersuchungen am Balkentapetum von *Gentiana cruciata* und *Impatiens glandulifera.* — Planta, 1958, Bd 50, Hf 4, S. 423—460. — *Venkateswarlu J., Lakshminarayana L.* A contribution to the embryology of *Hydrocera triflora* W. and A. — Phytomorphology, 1957, vol. 7, N 2, p. 194—203. — *Venkateswarlu J., Narayana L. L.* Life history of *Hydrocera triflora.* — Cur. Sci., 1955, vol. 24, p. 52—53. — *Wóycicki Z.* Quelques détails du développement des anthères et du pollen chez certains répresentants du genre *Gentiana.* I. *Gentiana asclepiadea* L. — Acta Soc. Bot. Pol., 1932, vol. 9, N 1—2, p. 7—30. — *Wóycicki Z.* Quelques détails du développement des anthères et du pollen chez certains répresentants du genre *Gentiana.* II. *Gentiana fetisowii* Rgl. et Winkler. — Acta Soc. Bot. Pol., 1933, vol. 10, N 1, p. 1—24. — *Wóycicki Z.* Zur Entwicklungsgeschichte der Antheren und des Pollens bei einiger Repräsentanten der Gattung *Gentiana.* III. *Gentiana lutea* L. — Acta Soc. Bot. Pol., 1935, vol. 12, N 3, p. 207—226.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VII 1985.

SUMMARY

Anther development in *Gentiana lutea* is characterized by centrifugal anther wall formation, cellular secretory tapetum without re-organization. Fibrous thickenings are formed almost in all the cells of subepidermal and two persistant middle wall layers of mature anther. Formation of microspore tetrads is simultaneous. Mature pollen grains are three-celled. Specific partitions, trabeculae, radially traversing the anther locule, have been found. The opinion on the tapetal origin of trabeculae is supported. Nevertheless, to understand the mechanism of their formation, additional information about other species with trabeculae in the anthers, is necessary.

УДК 00.5 : 581.9 : 582.34

Т. Н. Отнюкова

КЛАССИФИКАЦИЯ СИНУЗИЙ МХОВ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

T. N. OTNYUKOVA. A CLASSIFICATION OF THE SYNUSIA OF THE ABOVE-GROUND MOSSES IN FOREST PHYTOCOENOSES

Выделяются синузии мхов по морфологическим признакам: видовому составу и соотношению покрытия видов. Принадлежность к жизненной форме у эдификаторов синузий учитывается при рассмотрении высших таксономических единиц. Выделены следующие таксономические единицы: социон, унион, субфедерация и федерация.

Среди отечественных бриологов впервые рассматривать моховые группировки как синузии стала К. О. Улычна (1955). Принимая определение синузии как части фитоценоза, экологически и фитоценотически обособленного в пространстве (Сукачев, 1938), Улычна (1955) «моховыми синузиями» называет группировки из нескольких видов мхов или же одновидовые, приуроченные к определенным экологическим условиям внутри растительной ассоциации. Такого же понимания синузий она придерживается и в последующих своих работах (Улична, 1958, 1961).

Моховые группировки называют синузиями также многие другие бриологи (Бардунов, 1958, 1961, 1973; Арискина, 1962; Любарская, 1964, 1973; Маматкулов, 1966, 1982; Партика, 1966; Гаевая, 1972; Симонов, 1972; Рыковский, 1974, 1980, и др.). Они рассматривают синузии как составные части растительного сообщества, связанные с определенными экологическими условиями и могут состоять из одного или чаще из разных видов.

При таком понимании синузии определить ее объем, устанавливаемый каждым автором по-разному, довольно сложно. Одни авторы (Бардунов, 1958) отдельными синузиями считают все мхи, приуроченные к определенным условиям местопроизрастания (экотопам, по Бардунову): синузия мхов напочвенного покрова, синузия мхов гниющей древесины и т. д. Некоторые авторы (Слука, 1972, 1974, 1980, 1981, 1983; Стецура, 1983, и др.) также рассматривают как одну «моховую синузию» все мхи напочвенного покрова. Н. Н. Стецура (1983), например, пишет, что «моховая синузия» (80—90 % покрытия) в мелкотравно-зеленомошных ельниках образована *Climacium dendroides* и *Dicranum scoparium*, а при значительном ухудшении гидротермического режима почв господство в синузии захватывает *Sphagnum girgensohnii*, обычны *S. squarrosum*, *Aulacomnium palustre* и т. д. В геоботанической литературе встречается именно такое описание «моховой синузии». При подобном понимании синузий они фактически отождествляются с моховым покровом (или моховым ярусом) каждого конкретного сообщества, так как в приводимом примере смысл описываемых фактических данных нисколько не изменился бы, допустим, и в таком контексте: моховой покров в таких-то лесах образован такими-то и такими-то видами.

Другие авторы (Улычна, 1955; Улична, 1958, 1961; Арискина, 1962; Любарская, 1964, 1973; Маматкулов, 1966, 1982, и др.) выделяют в зависимости от экотопов, к которым приурочены мхи, уже группы синузий мхов: эпигейные (или синузии мхов напочвенного покрова), эпиксильные (или синузии мхов гниющей древесины), эпифитные и т. д. В пределах каждого экотопа они рассматривают синузии уже по приуроченности их к определенным экологическим условиям и дают им названия по доминантным видам. Очень характерной для данного подхода к выделению синузий является работа Н. П. Арискиной (1962). В напочвенном покрове хвойных лесов Татарской АССР она выделяет три наиболее типичные и широко распространенные «моховые синузии»: плевроциевую, хилокомиево-плевроциевую и плевроциево-хилокомиево-ритидиадельфовую. По ее описаниям, в первой синузии господствует один вид, при этом другие виды мхов как бы вкраплены единичными экземплярами в сплошной моховой ковер или же образуют небольшие чистые латки, хорошо выделяющиеся на общем фоне доминирующего вида. Вторая и третья синузии состоят из видов, которые также образуют чистые одновидовые ковры, перемежающиеся друг с другом, или растут в смеси. При смене экологических условий одна из этих синузий сменяется другой. Таким образом, Арискина синузиями считает экологически однородные части мохового покрова.

Как верно отмечает М. Ф. Бойко (1978), во всех вышеупомянутых работах главным критерием выделения синузий служит топографически совместное произрастание видов мхов при определенных экологических условиях.

Дальнейшие поиски некоторых бриологов (Улычна, 1971, 1973, 1981; Улична, 1972, 1980; Бойко, 1978) в установлении более тесных связей моховых группировок с экологическими условиями привели к выделению синузий мхов на основании различия форм роста[1] слагающих их видов. Многие исследователи (Birse, 1957, 1958a, b; Gimingham, Birse, 1957; Gimingham, 1967; Улична, 1970) рассматривают форму роста как показатель определенных экологических условий.

Исходя из понимания синузии как структурно и экологически обусловленной части фитоценоза, относительно однородной по биоморфному составу, Улычна (1971, 1973, 1981; Улична, 1972, 1980) предлагает при выделении синузий мхов опираться на различия в форме роста их компонентов, используя соответственно названия биоморф мхов в номенклатуре синузий. По биоморфологическим признакам она выделяет такие синузии: рыхлодерновинная политриховая, подушко-дерновинная дикрановая, гилокомиево-плевроциевая рыхлого сплетения и т. д. (Улычна, 1971). В других своих работах (Улычна, 1973, и др.) она пытается объединить биоморфологические признаки выделения синузий с условиями местопроизрастания: синузия сплетения на почве (из видов гилокомия, плевроция и др.), ковровая синузия на валунах (из видов гипна, брахитеция и др.), ковровая эпифитная (из видов печеночных мхов) и т. д.

Более последовательно и систематически излагает подобные взгляды Бойко (1978). За основу при выделении синузий он также берет различия в форме роста (жизненной форме, биоморфе) их компонентов, названия дает по доминирующим видам и их форме роста и выделяет такие синузии: рыхлодерновинные, образованные *Atrichum undulatum*, *Polytrichum juniperinum*, *P. commune*, плотнодерновинные, образованные *Dicranum scoparium*, *Orthodicranum montanum* и т. д.

Как отмечают Улычна (1971 и др.) и Бойко (1978), при таком методе выделения синузии бывают обычно одновидовые, реже слагаются двумя-тремя или более видами. Присутствие же в синузиях видов с другой формой роста или иной экологии рассматривается ими как случайное явление и в сложении синузий не учитывается.

Несостоятельность выделения синузий по жизненным формам показана уже многими исследователями (Сукачев, 1950; Дохман, 1963; Трасс, 1964, 1970; Александрова, 1969; Норин, 1979; Василевич, 1983, и др.). В рассматриваемом же примере следование этому принципу приводит к тому, что авторам приходится прибегать к искусственному устранению из изучаемых моховых группировок видов, не подходящих по форме роста или по экологии.

---

[1] У Улычной и Бойко понятия «форма роста», «жизненная форма» и «биоморфа» являются синонимами. Ряд авторов (Mägdefrau, 1969, 1982; Вильде, 1984, и др.) различают форму роста и жизненную форму у мохообразных. К. Mägdefrau (1982) предлагает рассматривать форму роста как морфологическое понятие (Meusel, 1935), а жизненную форму вслед за E. Warming (1896) — как экологическое. Однако, как отмечает H. During (1979), система жизненных форм мохообразных, предложенная Mägdefrau (1969), фактически представляет собой систему форм роста, ранее разработанную C. Gimingham и E. Robertson (1950). В связи с тем, что нет четкого разграничения понятий «жизненная форма» и «форма роста» у мохообразных, мы в данной статье рассматриваем их как синонимы.

Подводя итог пониманию сущности синузий отечественными бриологами, следует отметить, что для многих из них вид, доминирующий в моховой группировке, является легко улавливаемым и хорошо различимым признаком при описании синузий. Другое дело, какие дополнительные критерии используются исследователями для пространственного выделения синузий. Чаще всего ими являются приуроченность синузий к экологическим условиям или условиям местопроизрастания (экотопам). В большинстве случаев название синузиям дается по доминирующим видам (преобладающей жизненной форме, как у Улычной и Бойко, или экологически различающимся частям мохового покрова, как у Арискиной).

Наиболее значительный вклад в разработку классификации синузий, по общепринятому мнению, внес G. Du Rietz (1936, 1965), который разработал трехчленную классификацию синузий — социета, унион, федерация. В дальнейшем подробную общую классификацию синузий разрабатывали Т. Липпмаа (Lippmaa, 1939), Х. Х. Трасс (1964), А. А. Корчагин (1976). Эти авторы решающее значение при выделении унионов придают характерным видам, а у внутриунионных единиц — социетет (по Липпмаа и Трассу) или социет (по Корчагину) — доминантным видам (Lippmaa, 1938, 1939; Липпмаа, 1946; Трасс, 1964, 1968, 1970, 1981; Корчагин, 1976).

Б. Н. Норин (1979) таксономические единицы синузий устанавливает в следующем объеме: унион — основная таксономическая единица, выделяется по доминирующему виду, оказывающему наибольшее влияние на основные компоненты синузий; социон — подчиненная единица, выделяется внутри униона по содоминирующему виду или же по степени сомкнутости доминанта-эдификатора в монодоминантных синузиях с учетом всего флористического состава синузий; федерион, по его мнению, должен выделяться не на основе видового состава синузий, а по экобиоморфам, имеющим сходный тип воздействия на другие растения.

В работах советских бриологов и геоботаников (Улычна, 1955, 1971; Улична, 1972, 1980; Арискина, 1962; Ахминова, 1970, 1975, 1983; Тархова, 1971, 1972; Ипатов, Кирикова, 1980, и др.) выделяемым и изучаемым синузиям мхов обычно не придают никакого классификационного ранга. Помимо работы Норина (1979), можно назвать лишь работу Н. А. Константиновой (1980), в которой она выделяет унионы (в понимании Корчагина, 1976).

Полную классификацию синузий мхов, принимая за основу общую классификацию, предложенную Корчагиным (1976), приводит С. В. Гудошников (1978). Мы не будем обсуждать обоснование им высших синузиальных таксономических единиц, относящихся к типу, классу, подклассу. Федерации Гудошников выделяет по биологическим группам растений: синузии печеночников и синузии мхов; субфедерации — по экобиоморфам: синузии эвбриевых, долгомошных, сфагновых мхов, синузии листостебельных печеночников; унионы — по характерным видам одной биоморфы; соции — по доминантным видам. Для придания своей классификации фитотопологического характера Гудошников вводит в классификационную схему биотопические ряды, различая унионы эпифитные, напочвенные, эпиксильные.

Классификация синузий мхов, предложенная Гудошниковым, на наш взгляд, малоинформативна. Выделение федерации автор практически проводит по двум систематическим группам: мхам и печеночникам, что само по себе является уже излишним и ничего нового в характеристику синузий не вносит. Недостаточно также (даже для субфедерации) разделение синузий мхов на группы, принятые в лесотипологической практике: гипновые (или гилокомиевые; по Гудошникову, эвбриевые), долгомошные, сфагновые и листостебельные мхи, печеночники.

Как видно из приведенного обзора, классификация синузий мхов еще практически не разработана. В настоящей статье мы попытались произвести такую классификацию на основе изучения синузий мохово-лишайникового яруса в лесах Муйской котловины и использования литературного материала по синузиям мхов. Мы ограничиваемся при классификации следующими таксономическими единицами: социон, унион, субфедерация, федерация (Du Rietz, 1936; Lippmaa, 1938; Трасс, 1964; Корчагин, 1976; Норин, 1979).

Признавая определение синузии, данное Нориным (1979), мы исходим из доминантного принципа при выделении синузий и принимаем во внимание не экологические условия местообитаний, а морфологические признаки каждого типа синузий: видовой состав и соотношение покрытия видов. Относительно однородный видовой состав и соотношение покрытия видов в синузиях определяются тем, что доминант-эдификатор однотипно воздействует на остальные компоненты синузий. При резком изменении условий (не только экологических, но и фитоценотических) определенные виды могут создавать разные количественные соотношения, т. е. образовывать разные синузии. Принадлежность же к жизненной форме у эдификаторов синузий учитывается при установлении высших таксономических единиц классификации.

При описании синузий использовался лишь один признак фитоценотической значимости видов в синузиях — их проективное покрытие (Норин, 1971, 1979). Учет видового состава и проективного покрытия мхов в синузиях проводили по методике, предложенной Нориным (1969, 1970, 1979), на учетных площадках 10×25 см (с помощью рамки, разделенной на 10 квадратов).

Унион — основная таксономическая единица, характеризуется по доминирующим в синузии видам. В мохово-лишайниковом ярусе лесов Муйской котловины особенно хорошо выражено явление доминирования, и выделение унионов по этому признаку не представляло особых затруднений.

Выделению основной таксономической единицы синузий — униона — по доминантному принципу следует уделить большее внимание. Как уже отмечалось выше, на основе доминантного принципа Норин (1979) характеризует не вспомогательные, а основные единицы синузий в отличие от тех исследователей (Lippmaa, 1938; Трасс, 1964, 1968, 1970, 1981; Корчагин, 1976), которые по доминирующему виду выделяют вспомогательную единицу внутри униона. Использование доминантного принципа при характеристике основной таксономической единицы синузий — униона — мы считаем вполне логичным и обоснованным. Если основным объектом изучения, по Липпмаа и Трассу, является единица, выделяемая по доминирующему виду, то она должна являться и основным объектом классификации. Отграничение же основной классификационной единицы — униона — по Du Rietz, Липпмаа, а также Трассу и Корчагину, представляет большие трудности. Как отмечают Липпмаа (Lippmaa, 1938) и Трасс (1964), обоснование объема униона (в смысле Липпмаа и Трасса) требует изучения социетет (унионов в смысле Норина) других географических фаций данного униона, что не всегда возможно, принимая во внимание то обстоятельство, что обычно район исследования геоботаника представляет собой ограниченную территорию.

Таким образом, мы используем доминантный принцип при выделении унионов, так как основываемся на ценотическом признаке структуры синузий мхов, т. е. на том, что наибольшее воздействие на состав и строение синузий оказывают виды, имеющие наибольшее проективное покрытие. В табл. 1 и 2 приведены основные унионы мохово-лишайникового яруса лесов Муйской котловины и показана их структура. Характеристиками каждого униона являются амплитуда покрытия доминирующего и сопутствующих видов в отдельных описаниях синузий на учетных площадках, их среднее покрытие и константность (встречаемость видов в синузиях). В рассматриваемых типах синузий покрытие доминантов изменяется от 40 до 100 % — Норин (1979) приводит и более низкие значения покрытий — в зависимости от экологических условий и ценотического окружения, т. е. влияния окружающих синузий этого же и других ярусов. Среднее их покрытие составляет 71—86 %. Постоянными компонентами синузий являются виды близкой экологии с доминантами унионов. Их константность по сравнению с константностью других видов в унионах самая высокая (II и III) и среднее проективное покрытие тоже (2—7 %) (табл. 1, 2). Виды с экологией, отличной от экологии унионов, являются случайными их компонентами, имеют низкую константность (I) и низкое покрытие (меньшее или равное 1 %).

ТАБЛИЦА 1

Сводная таблица видового состава унионов мохово-лишайникового яруса

Вид	Унионы								
	Rhytidium rugosum (170)			Pleurozium schreberi (179)			Ptilidium ciliare (185)		
	П	А	К	П	А	К	П	А	К
Aulacomnium palustre	+	0—20	I	1	0—40	I	+	0—20	I
A. turgidum	+	0—20	I	1	0—40	I	+	0—10	I
Dicranum affine	—	—	—	+	0—1	I	+	0—10	I
D. brevifolium	+	0—20	I	—	—	—	—	—	—
D. polysetum	+	0—20	I	+	0—30	I	+	0—5	I
Entodon concinnus	+	0—1	I	—	—	—	—	—	—
Hylocomium splendens	+	0—30	I	+	0—20	I	+	0—5	I
Polytrichum commune	+	0—3	I	+	0—20	I	+	0—20	I
P. juniperinum	—	—	—	—	—	—	+	0—5	I
P. strictum	—	—	—	+	0—10	I	—	—	—
Pleurozium schreberi	+	0—30	I	86	40—100	V	4	0—40	II
Ptilidium ciliare	2	0—30	I	4	0—40	II	81	40—100	V
Ptilium crista-castrensis	+	0—30	I	+	0—20	I	1	0—30	I
Rhytidium rugosum	85	40—100	V	1	0—40	I	2	0—40	II
Rhytidiadelphus triquetrus	—	—	—	+	0—30	I	—	—	—
Thuidium abietinum	+	0—20	I	—	—	—	—	—	—
T. philibertii	+	0—5	I	—	—	—	—	—	—
Tomentypnum nitens	+	0—1	I	+	0—30	I	+	0—10	I
Cetraria cucullata	+	0—10	I	—	—	—	—	—	—
C. laevigata	+	0—5	I	—	—	—	—	—	—
Cladina arbuscula	+	0—20	I	+	0—5	I	+	0—10	I
C. rangiferina	+	0—5	I	+	0—5	I	+	0—10	I
Cladonia amaurocraea f. *amaurocraea*	+	0—40	I	+	0—5	I	+	0—20	I
C. amaurocraea f. *oxyceras*	1	0—20	II	+	0—10	I	+	0—20	I
Peltigera canina	—	—	—	+	0—10	I	—	—	—
P. leucophlebia	—	—	—	+	0—20	I	+	0—10	I
P. scabrosa	—	—	—	+	0—10	I	—	—	—

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: в скобках — число описаний; П — среднее проективное покрытие, %; знак минус — отсутствие вида; знак плюс — покрытие меньше 1 %; А — амплитуда покрытий в отдельных описаниях, %; К — константность — встречаемость видов в синузиях, %: I — 1—20, II — 21—40, III — 41—60, IV — 61—80, V — 81—100. Здесь и в табл. 2, 3 названия мхов приведены по «Определителю листостебельных мхов Арктики» (Абрамова и др., 1961), «Определителю сфагновых мхов СССР» (Савич-Любицкая, Смирнова, 1968), «Определителю листостебельных мхов Центральной Сибири» (Бардунов, 1969), «Определителю листостебельных мхов СССР. (Верхоплодные мхи)» (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970), по определителю Р. Н. Шлякова «Печеночные мхи Севера СССР» (1979); названия лишайников приведены по «Определителю лишайников СССР» (Рассадина, 1971; Домбровская, 1975; Трасс, 1978).

ТАБЛИЦА 2

Сводная таблица видового состава унионов мохово-лишайникового яруса

Вид	Унионы								
	Aulacomnium turgidum (170)			Aulacomnium palustre (153)			Tomentypnum nitens (78)		
	П	А	К	П	А	К	П	А	К
Aulacomnium palustre	7	0—40	III	81	40—100	V	5	0—40	III
A. turgidum	78	40—100	V	4	0—40	II	4	0—30	II
Dicranum affine	2	0—40	II	1	0—20	I	—	—	—
Helodium blandowii	+	0—5	I	—	—	—	+	0—20	I
Hylocomium splendens	—	—	—	+	0—40	I	—	—	—
Pleurozium schreberi	+	0—20	I	+	0—20	I	+	0—5	I
Polytrichum commune	1	0—30	II	1	0—40	I	4	0—40	II
P. strictum	1	0—20	I	+	0—10	I	—	—	—
P. swartzii	+	0—10	I	—	—	—	—	—	—
Ptilidium ciliare	+	0—30	I	+	0—10	I	+	0—40	I
Ptilium crista-castrensis	+	0—5	I	+	0—10	I	+	0—10	I

Вид	Унионы								
	Aulacomnium turgidum (170)			Aulacomnium palustre (153)			Tomentypnum nitens (78)		
	П	А	К	П	А	К	П	А	К
Rhytidium rugosum	+	0—5	I	+	0—10	I	—	—	—
Sphagnum contortum	—	—	—	—	—	—	1	0—40	I
Thuidium philibertii	—	—	—	+	0—10	I	+	0—10	I
Tomentypnum nitens	2	0—30	II	1	0—30	I	81	40—100	V
Cetraria laevigata	+	0—5	I	—	—	—	—	—	—
Cladina arbuscula	+	0—10	I	—	—	—	—	—	—
C. rangiferina	+	0—5	I	—	—	—	—	—	—
Cladonia amaurocraea f. *amaurocraea*	+	0—5	I	—	—	—	—	—	—
C. amaurocraea f. *oxyceras*	+	0—10	I	+	0—3	I	—	—	—
Peltigera aphthosa var. *aphthosa*	+	0—40	I	+	0—40	I	+	0—20	I
P. aphthosa var. *variolosa*	—	—	—	+	0—40	I	—	—	—
P. erumpens canina	+	0—5	I	—	—	—	+	0—10	I
P. erumpens	—	—	—	+	0—20	I	—	—	—
P. leucophlebia	2	0—40	I	—	—	—	+	0—20	I
P. malacea	+	0—40	I	1	0—30	I	+	0—20	I
P. scabrosa	3	0—40	I	3	0—40	I	+	0—20	I

ТАБЛИЦА 3

Видовой состав соционов униона Pleurozium schreberi

Вид	Соционы											
	Pleurozium schreberi-тип (153)			Pleurozium schreberi + Ptilidium ciliare (11)			Pleurozium schreberi + Rhytidium rugosum (3)			Pleurozium schreberi — разреженный тип (4)		
	П	А	К	П	А	К	П	А	К	П	А	К
Aulacomnium palustre	+	0—20	I	1	0—10	I	—	—	—	1	0—10	I
A. turgidum	+	0—20	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum polysetum	+	0—10	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hylocomium splendens	+	0—20	I	1	0—10	I	—	—	—	—	—	—
Pleurozium schreberi	88	70—100	V	59	40—70	V	60	60	V	60	60	V
Polytrichum commune	+	0—20	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ptilidium ciliare	1	0—20	I	29	20—40	V	—	—	—	—	—	—
Ptilium crista-castrensis	1	0—20	I	—	—	—	5	0—10	III	+	0—1	I
Rhytidium rugosum	+	0—20	I	—	—	—	23	10—40	V	—	—	—
Sanionia uncinata	+	0—20	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Tomentypnum nitens	+	0—3	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladina arbuscula	+	0—5	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. rangiferina	+	0—3	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia amaurocraea f. *amaurocraea*	+	0—5	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. amaurocraea f. *oxyceras*	+	0—10	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Peltigera canina	+	0—10	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P. leucophlebia	+	0—20	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P. scabrosa	+	0—10	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. В таблицу не включены соционы, выделенные по 1—2 описаниям.

Социон — подчиненная униону единица, характеризуется содоминирующим видом или же степенью сомкнутости доминанта-эдификатора в монодоминантных синузиях с учётом всего флористического состава синузий. При выделении соционов данные по учетным площадкам обрабатывали по формуле коэффициентов сходства Жаккара по проективным покрытиям. По рассчитанным коэффициентам сходства к определенным соционам относили те описания, которые имели коэффициент общности по покрытию не менее 51 % (Норин (1965) считает, что степень общности сопоставляемых описаний, начиная с 51 %, в достаточной мере свидетельствует об их идентичности). В тех случаях, когда описание по коэффициенту сходства могло быть отнесено к любому из двух соционов, рассчитывали коэффициенты сходства этого описания со всеми другими и по этим данным строили дендрит.

В качестве примера в табл. 3 приведен видовой состав соционов униона Pleurozium schreberi. Преобладают монодоминантные синузии, синузии переходного типа с доминированием двух или нескольких видов встречаются довольно редко.

Сравнение ряда унионов (Pleurozium schreberi, Aulacomnium palustre, Polytrichum commune), выделенных в лесах Муйской котловины, с теми же типами синузий других регионов (например, восточно-европейской лесотундры, изучавшейся Нориным, 1979), выявляет ряд отличий. В Муйской котловине доминанты унионов Pleurozium schreberi, Aulacomnium palustre имеют более высокое среднее проективное покрытие, чем в лесотундре (*Pleurozium schreberi* — 86 и 74 %, *Aulacomnium palustre* — 81 и 57 % соответственно), доминант униона Polytrichum commune имеет одинаковое в обеих зонах среднее покрытие — 71 %. Максимальная константность сопутствующих видов также различается: в Муйской котловине она равна II и III, в лесотундре — IV и V.

Сравнительный анализ таксономической структуры унионов обеих зон показывает, что покрытия доминирующего и сопутствующих видов в соционах этих унионов сохраняют довольно постоянное соотношение. Так, например, в унионе Pleurozium schreberi социон Pleurozium schreberi-тип, выделенный в Муйской котловине, имеет среднее покрытие доминанта, равное 88 %, в этом же соционе в разных подзональных полосах лесотундры среднее покрытие доминанта сохраняется в пределах сходных значений — 83—88 %. В соционах с содоминированием сопутствующих видов (в Муйской котловине основным содоминантом является *Ptilidium ciliare*, в лесотундре — *Polytrichum commune*) среднее проективное покрытие доминанта составляет 59 в Муйской котловине и 55—60 % — в подзональных полосах лесотундры, содоминантов — 29 и 27—39 % соответственно. Те же самые закономерности характерны и для соционов униона Polytrichum commune. В соционе Polytrichum commune-тип, выделенном в Муйской котловине, проективное покрытие доминанта составляет 85 %, в этом же соционе в разных подзональных полосах лесотундры покрытие доминанта имеет близкие значения 84—86 %. В соционах с содоминированием сопутствующих видов (в Муйской котловине содоминантами являются *Aulacomnium turgidum* и *A. palustre*, в лесотундре — *Pleurozium schreberi*) проективное покрытие доминантов составляет 62—67 в Муйской котловине и 53—64 % — в подзональных полосах лесотундры, содоминантов — 23—26 и 24—31 % соответственно. Несмотря на то что синузии этих соционов встречаются в разных зонах, соотношение покрытий как доминирующего, так и содоминирующих видов колеблется в пределах близких значений, что подтверждает существование таких самостоятельных ценотических образований, как синузии, в условиях различного фитоценотического окружения.

Можно найти следующее объяснение имеющимся различиям в структуре унионов, выделенных в лесах Муйской котловины, по сравнению с теми же унионами подзональных полос лесотундры. В среднем высокое проективное покрытие доминантов и низкая константность сопутствующих видов в этих унионах обусловлены тем, что здесь в основном преобладают синузии типовых соционов (см. табл. 3), т. е. виды мхов, широко распространенные в напочвенном покрове лесов Муйской котловины, образуют главным образом монодоминантные и маловидовые синузии. Это подтверждает тот факт, что выявленная для лесотундры Нориным (1979) геоботаническая закономерность, заключающаяся в том, что при переходе сообществ от более северных подзон к южным увеличивается число монодоминантных синузий, наблюдается и в лесной зоне, где больше монодоминантных синузий (по сравнению с лесотундрой) в связи с более однородным фитоценотическим окружением и большей выравненностью экологических условий.

При объединении унионов в единицы более высокого таксономического ранга мы предлагаем использовать принадлежность доминанта синузий к экобиоморфам и формам роста (жизненным формам) с тем, чтобы систематизировать все известные высказывания по поводу выделения синузий мхов.

Федерация — таксономическая единица высокого ранга, объединяет унионы по принадлежности основных доминантов синузий к определенной форме роста (жизненной форме), находящиеся в зависимости от конкретных эколого-фитоценотических условий, которые складываются в растительных сообществах. Например, федерация рыхлого сплетения объединяет унионы Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus, Thuidium abietinum, федерация плотнодерновинная — Polytrichum strictum, Dicranum polysetum, Aulacomnium palustre.

В пределах федерации можно выделять субфедерации по экобиоморфам, как это предлагает Корчагин (1976). Система экобиоморф мохообразных практически не разработана, но в литературе можно найти подразделение мохообразных на экобиоморфы. Так, Корчагин (1954) приводит, например, по экобиоморфам гигрофитно-политриховую и ксерофитно-политриховую синузии.

ТАБЛИЦА 4

Синузии мхов в системе таксономических единиц

Унион	Субфедерация	Федерация
Aulacomnium palustre	Гигрофитно-аулакомниевая	Плотнодерновинная
Dicranum affine	Гигрофитно-дикрановая	
Polytrichum strictum	Гигрофитно-политриховая	
Dicranum brevifolium	Ксерофитно-дикрановая	Рыхлодерновинная
Dicranum polysetum		
Polytrichum commune	Гигрофитно-политриховая	
Aulacomnium turgidum	Гигрофитно-аулакомниевая	
Ptilidium ciliare	Мезофитно-птилидиевая	Рыхлого сплетения
Hylocomium splendens		
Pleurozium schreberi	Мезофитно-зеленомошная	
Rhytidiadelphus triquetrus		
Rhytidium rugosum	Ксерофитно-ритидиевая	
Thuidium abietinum	Ксерофитно-туидиевая	
Thuidium philibertii	Мезофитно-туидиевая	
Thuidium recognitum		
Ptilium crista-castrensis	Мезофитно-гипновая	Плотного сплетения
Tomentypnum nitens	Гигрофитно-гипновая	
Helodium blandowii	Гигрофитно-гелодиевая	

Примечание. Экобиоморфы выделены с использованием данных по экологии мхов из определителей Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой «Определитель листостебельных мхов СССР. (Верхоплодные мхи)» (1970) и А. Л. Абрамовой с соавторами «Определитель листостебельных мхов Арктики» (1961).

В табл. 4 представлены синузии мхов, описанные в напочвенном покрове лесов Муйской котловины в системе таксономических единиц. Основные унионы мохового покрова объединены в четыре федерации, которые разделены на субфедерации по отношению доминантов синузий к режиму увлажнения (по экобиоморфам).

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики. М.; Л.: Наука, 1961. 714 с. — *Александрова В. Д.* Классификация растительности. (Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах). Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Арискина Н. П.* Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 5, с. 658—672. — *Ахминова М. П.* Экспериментальные данные о видовом составе и структуре синузий зеленых мхов в еловых лесах таежной зоны. — В кн.: Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1970, с. 32—42. — *Ахминова М. П.* О влиянии древостоев ели на синузии мхов в ельниках сфагново-черничных. — Лесоведение, 1975, № 3, с. 39—45. — *Ахминова М. П.* Факторы, влияющие на флористический состав и количественное обилие листостебельных мхов. — В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983, с. 273—291. — *Бардунов Л. В.* Флора листостебельных мхов побережий и гор Северного Байкала: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1958. 23 с. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 120 с. — *Бардунов Л. В.* Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л.: Наука, 1969. 330 с. — *Бардунов Л. В.* Флора листостебельных мхов Алтая и Саян: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Киев, 1973. 52 с. — *Бойко М. Ф.* Про синузії мохоподібних. — Укр. бот. журн., 1978, т. 83, № 1, с. 87—92. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 246 с. — *Вильде Р. О.* Зависимость формы роста и жизненной формы мхов от условий среды. — В кн.: Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера (Тез. докл. Всесоюз. совещ. Таллин, 27—30 ноября 1984 г.). Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984, с. 30—34. — *Гаевая Н. В.* Мохообразные Днепропетровской области: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1972. 20 с. — *Гудошников С. В.* Синузии мхов реликтового липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау. — Экология, 1978, № 5, с. 24—28. — *Домбровская А. В.* Род *Peltigera* Pers. — Пельтигера. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Т. III. Л.: Наука, 1975, с. 141—175. — *Дохман Г. И.* Синузиальное сложение фитоценозов. — Бюл. МОИП, 1963, т. 68, отд. биол., вып. 3, с. 110—118. — *Ипатов В. С.*, *Кирикова Л. А.* Функциональный подход к синузии. — Бот. журн., 1980, т. 66, № 4, с. 470—477. — *Константинова Н. А.* Основные синузии печеночников Хибин и их роль в растительном покрове. — В кн.: Биолого-флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты: Изд-во Кол. фил. АН СССР, 1980, с. 96—107. — *Корчагин А. А.* Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на Европейском Севере. — В кн.: Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, Сер. III, Геоботаника, вып. 9. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 75—149. — *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 5. Л.: Наука, 1976. 320 с. — *Липпмаа Т.* О синузиях. — Сов. ботаника, 1946, т. 14, № 3, с. 139—145. — *Любарская Л. Б.* Флора мхов Нуха-Закатальского лесного массива Азербайджанской ССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Баку, 1964. 26 с. — *Любарская Л. Б.* К изучению моховых в лесах Куба-Хачмасского района. — Изв. АН АзССР, сер. биол. наук, 1973, № 4, с. 18—22. — *Маматкулов У. К.* Моховые синузии растительного покрова ущелья Кондара (Гиссарский хребет). — Узб. биол. журн., 1966, № 2, с. 45—47. — *Маматкулов У. К.* Лиственные мхи Памиро-Алая. Флора, систематика, экология, география, кариология и вопросы эволюции: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Киев, 1982. 50 с. — *Норин Б. Н.* О синузиальном сложении растительного покрова лесотундры. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 6, с. 745—764. — *Норин Б. Н.* Применение корреляционных отношений при анализе взаимоотношений в растительных группировках лесотундры. — В кн.: Количественные методы анализа растительности. Тарту: Изд-во Тартус. гос. ун-та, 1969, с. 188—190. — *Норин Б. Н.* О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 170—183. — *Норин Б. Н.* Использование коэффициентов сходства для классификации микрогруппировок лесотундры. — В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971, с. 205—225. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Партика Л. Я.* Мохові угруповання и та іх участь рослинному покриві головноі гряди Кримських гір. — Укр. бот. журн., 1966, т. 23, № 1, с. 81—85. — *Рассадина К. А.* Сем. *Parmeliaceae* — Пармелиевые. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1971, с. 282—386. — *Рыковский Г. Ф.* Группировки мохообразных напочвенного покрова хвойных лесов Березинского заповедника. — В кн.: Типология и биология естественных и искусственных фитоценозов. Минск: Наука и техника, 1974, с. 62—68. — *Рыковский Г. Ф.* Мохообразные Березинского биосферного заповедника. Минск: Наука и техника, 1980. 135 с. — *Савич-Любицкая Л. И.*, *Смирнова З. Н.* Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука, 1968. 112 с. — *Савич-Любицкая Л. И.*, *Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов СССР. (Верхоплодные мхи). Л.: Наука, 1970. 824 с. — *Симонов Г. П.* Бриофлора Молдавской ССР. Кишинев: Штиинца, 1972. 127 с. — *Слука З. А.* Структура моховой синузии заишелого луга. — Вестн. МГУ, сер. 6, биол., почвовед., 1972, № 3, с. 56—61. — *Слука З. А.* О взаимоотношениях между травяно-кустарничковым и моховым ярусами в хвойных лесах. — Вестн. МГУ, сер. 6, биол., почвовед., 1974, № 1, с. 65—71. — *Слука З. А.* Моховые синузии в производных типах леса Подмосковья. — Вестн. МГУ, сер. 6, биол., почвовед., 1980, № 2, с. 23—30. — *Слука З. А.* Состав моховой синузии в производных типах леса Звенигородской биостанции МГУ. — Вестн. МГУ, сер. 16, биология, 1981, № 3, с. 8—12. — *Слука З. А.* К вопросу о взаимоотношениях растений в мелколиственных лесах Звенигородской биологической станции МГУ. — Вестн. МГУ, сер. 16, биология, 1983, № 2, с. 57—62. — *Стецура Н. Н.* Моховые синузии в хвойных лесах хребта Тукурингра. — ВНИИ охраны природы и заповедного дела. Деп. ВИНИТИ, № 4769—83 Деп. 29 VIII 1983. — *Сукачев В. Н.* Главнейшие понятия из учения о растительном покрове. — В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 15—37. — *Сукачев В. Н.* О некоторых основных понятиях фитоценологии. — В кн.: Проблемы ботаники. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 449—464. — *Тархова Т. Н.* Ценотическая дифференциация в синузиях Polytrichum commune Hedw. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 4, с. 517—521. — *Тархова Т. Н.* Эколого-фитоценотическая характеристика синузий лесных зеленых мхов северо-запада РСФСР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1972. 20 с. — *Трасс Х. Х.* Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии. — В кн.: Изучение растительности острова Сааремаа. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1964, с. 82—111. — *Трасс Х. Х.* Анализ лихенофлоры Эстонии: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Тарту, 1968. 80 с. — *Трасс Х. Х.* Ценоэлементы в растительных сообществах. — Тр. МОИП, 1970, т. 38, отд. биол., секц. бот., с. 184—193. — *Трасс Х. Х.* Сем. *Cladoniaceae* — Кладониевые. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Т. V. Л.: Наука, 1978, с. 7—79. — *Трасс Х. Х.* Некоторые вопросы изучения лишайниковых синузий Арктики. — В кн.: Брио-лихенологические исследования высокогорных районов Севера СССР. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1981, с. 70—72. — *Уличка К. О.* Мохові синузіі Буковиньских Карпат. — В кн.: Наукові зап. Науково-природознавчого музею АН УРСР. Т. 6. Киев, 1958, с. 50—71. — *Уличка К. О.* Мохові синузіі сутіжних асоціацій Magnetum Hylocomioso—myrtillosum та Myrtilletum Polytrichoso—hylocomiosum на Чорногорі. — Укр. бот. журн., 1961, т. 18, № 1, с. 58—67. — *Уличка К. О.* Форми росту мохоподібних Карпатского высокогір'я. — Укр. бот. журн., 1970, т. 27, № 2, с. 189—196. — *Улична К. О.* Екологоценотичні дослідження мохоподібних. — В кн.: V з'їзд Україньского ботанічного товариства (корткі тези доповідей). Ужгород, 1972, с. 76. — *Улична К. О.* Динаміка мохових синузій бучин Опілля. — Укр. бот. журн., 1980, т. 37, № 6, с. 45—48. — *Улычна К. О.* Анализ бриофлоры Черновицкой области: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1955. 14 с. — *Улычна К. О.* Моховые синузии растительных ассоциаций хребта Черногоры (Украинские Карпаты). — В кн.: Материалы I конф. по споровым растениям Украины. Киев, 1971, с. 301—302. — *Улычна К. О.* Моховые синузии и их структура. — В кн.: Тез. докл. V делегат. съезда Всесоюзного ботанического общества. Киев, 1973, с. 193—194. — *Улычна К. О.* Моховые синузии приснежниковых группировок в Украинских Карпатах. — В кн.: Брио-лихенологические исследования высокогорных районов Севера СССР. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1981, с. 57—58. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 2. Л.: Наука, 1979. 189 с. — *Birse E. M.* Ecological studies on growth form in bryophytes. II. Experimental studies on growth form in mosses.— J. Ecol., 1957, vol. 45, N 3, p. 721—733. — *Birse E. M.* Ecological studies on growth form in bryophytes. III. The relationship between the growth form of mosses and ground-water supply. — J. Ecol., 1958a, vol. 46, N 1, p. 9—27. — *Birse E. M.* Ecological studies on growth form in bryophytes. IV. Growth form distribution in a decidious wood. — J. Ecol., 1958b, vol. 46, N 1, p. 29—42. — *Du Rietz G. E.* Classification and nomenclature of vegetation units. Swensk Bot. Tidskr., 1936, Bd 30, Hf 3, S. 580—589. — *Du Rietz G. E.* Biozönosen und Synusien in der Pflanzensoziologie. — In: Biosozoologie. Haag, 1965 (1966), S. 23—29. — *During H.* Life strategies of bryophytes. A priliminary review. — Lindbergia, 1979, vol. 5, N 1, p. 2—18. — *Gimingham C. H.* Quantitative community analysis and bryophyte ecology on Signy Island. — Philos. Trans. Roy. Soc., London, 1967, vol. 252, N 777, p. 251—259. — *Gimingham C. H.*, *Birse E. M.* Ecological studies on growth form in bryophytes. I. Correlations between growth form and habitat. — J. Ecol., 1957, vol. 45, N 2, p. 533—545. — *Gimingham C. H.*, *Robertson E. T.* Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities. — Trans. Brit. Bryol. Soc., 1950, vol. 1, N 4, p. 330—344. — *Lippmaa T.* Areal und Alterbestimmung einer Union (Galeobdolon—Asperula—Asarum—U.), sowie des Problems der Characterarten und der Konstanten. — Loodusuurijate Seltsi Aruannetest, 1938, vol. 44, f. 1—2, s. 1—152. — *Lippmaa T.* The unistratal concept of plant communities (the unions). — Amer. Midl. Natur., 1939, vol. 21 (1), p. 111—145. — *Mägdefrau K.* Die Lebensforme der Laubmoose. — Vegetatio, 1969, vol. 16, f. 5—6, p. 285—297. — *Mägdefrau K.* Life-form of bryophytes. — In: Bryophyte ecology. London; N. Y., 1982, p. 45—58. — *Meusel H.* Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoosen. — Nova Acta Leopold., N. F., 1935, Bd 3 (12), S. 123—277. — *Warming E.* Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Eine Einführung in die Kenntniss der Pflanzenvereine. — Borntraeger, Berlin, 1896. 412 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 X 1985.

SUMMARY

Moss synusia are recognized according to morphological characters, e. g. species composition and proportion of species covers. The life form of the edificators is taken into account when higher taxonomic units are established. The following taxonomic units are distinguished: socion, union, subfederation, and federation.

СООБЩЕНИЯ

УДК 537.533.35:581.331.2:582.493

Л. И. Орел, Л. А. Куприянова, Е. А. Голубева

УЛЬТРАСТРУКТУРА АЦЕТОЛИЗОУСТОЙЧИВЫХ ОБОЛОЧЕК ТАПЕТАЛЬНЫХ КЛЕТОК И ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *GNETUM AFRICANUM* (*GNETACEAE*)

L. I. ORYOL, L. A. KUPRIJANOVA, E. A. GOLUBEVA. ULTRASTRUCTURE OF ACETOLYSIS-RESISTANT WALLS OF TAPETAL CELLS AND POLLEN GRAINS IN *GNETUM AFRICANUM* (*GNETACEAE*)

Изучали сухие и ацетолизированные пыльники *Gnetum africanum* на стадии зрелых пыльцевых зерен. Показано, что каждая клетка тапетума окружена ацетолизоустойчивой оболочкой. На ее внешней стороне выявлены относительно крупные глобулы, которые расположены на ацетолизоустойчивом материале, на внутренней стороне находятся орбикулы, погруженные в фибриллярный ацетолизоустойчивый материал. Орбикулы имеют округлую форму с выростами, проорбикулярное тело отсутствует. Пыльцевые зерна и ацетолизоустойчивые оболочки тапетума *G. africanum* имеют черты сходства с таковыми голосеменных и некоторых покрытосеменных. Скульптура экзины этого вида шишковато-бугорчатая, с острыми шипиками на поверхности бугров, сходная со скульптурой представителей родов *Sciadopitys* и *Peperomia*. Лептома *Gnetum africanum* также характерна и для этих двух родов. Трифина на поверхности экзины отсутствует.

Тапетальный слой пыльников выявлен у растений разного уровня эволюционного развития, основной фазой жизненного цикла которых стал спорофит. По типу развития тапетума растения могут быть подразделены на две группы (Davis, 1967). В пыльниках растений первой группы с периплазмодиальным (амебоидным) тапетумом формируется ацетолизоустойчивая экстратапетальная мембрана (Heslop-Harrison, 1969), ультраструктура которой различна у разных видов, орбикулы отсутствуют (Вишнякова, 1983; Орел и др., 1985). Вторую группу составляют растения с секреторным тапетумом, у которых в процессе развития он претерпевает изменения, связанные с превращением меристематических клеток в секреторные и отмиранием их перед созреванием пыльцевых зерен. Синхронно с процессом морфогенеза экзины в клетках тапетального слоя пыльников осуществляется аналогичный процесс замены первичной оболочки на ацетолизоустойчивую (спорополлениновую) оболочку (Орел, Огородникова, 1978; Орел, Голубева, 1982, 1985). Эта оболочка по аналогии с палинодермой (Куприянова, 1980) может быть названа тапетодермой (Орел, 1983). Ацетолизоустойчивые тапетальные и пыльцевые оболочки обнаружены в ископаемых остатках (Taylor, 1976). Строение ацетолизоустойчивых оболочек клеток секреторного тапетума варьирует по форме и числу орбикул, входящих в состав оболочки, по ультраструктуре ацетолизоустойчивого слоя, с которым объединены орбикулы, по толщине слоя и гетерогенности спорополлениновых глобул на наружной части оболочек (Banerjee, 1967; Москалева, Огородникова, 1977; Голубева, 1977; Орел, Голубева, 1985).

У *Gnetum gnemon* были также обнаружены орбикулы, а полленкит отсутствовал (Hesse, 1980), остальные составные части тапетодермы не выявлены. Естественно, не проводилось и сравнение ее структуры с таковой представителей других голосеменных и покрытосеменных, отдельные признаки которых, как известно, сочетают в себе представители гнетовых, происхождение которых А. Л. Тахтаджян (1956) на основании существования обоеполых стробилов у предков гнетовых связывает с беннеттитовыми.

Мы поставили своей задачей изучить топографию и ультраструктуру ацетолизоустойчивых оболочек пыльцевых зерен и тапетальных клеток пыльников *Gnetum africanum* и провести сравнение с таковыми некоторых голосеменных и покрытосеменных растений.

Материал и методика

Пыльники *Gnetum africanum* были получены из гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Экземпляр происходил с территории Габона («Gabon, 1879, Soyaux»). Для изучения спорополлениновых структур тапетальных клеток сухие пыльники гнетума размачивали в 30 %-ном спирте в течение 3 сут. Одни пыльники были обезвожены в спирте возрастающей концентрации и ацетоне и залиты в аралдит. Другая часть размоченных пыльников была помещена в концентрированную серную кислоту на 5 сут. После кислоты пыльники были тщательно промыты в воде, обезвожены и залиты в аралдит.

Часть сеточек с поперечными срезами сухих пыльников помещали в 1N раствор KOH на 5—10 мин при 30—40°, ополаскивали в дистиллированной воде и контрастировали. Срезы были получены на ультрамикротоме марки LKB, контрастированы растворами уранилацетата и цитрата свинца. Для просмотра спорополлениновых образований тапетальных клеток в плане целые пыльники после ацетолиза в расправленном виде были нанесены на сеточки. Микрографирование производили под сканирующим электронным микроскопом JSM-35C и трансмиссионным микроскопом JEM-7.

Результаты исследования

В связи с тем, что нам для исследования доступен был лишь гербарный материал, были изучены только ацетолизированные и сухие пыльники. Они находились на стадии, когда оболочки пыльцевых зерен полностью сформированы. На поперечных срезах при просмотре под электронным микроскопом были видны слои стенки пыльника — эпидерма, эндотеций, средний слой. От клеток тапетума остались только их ацетолизоустойчивые оболочки. Со стороны среднего слоя эти оболочки представлены фибриллярным материалом с электронно-плотными глобулами различной величины (табл. I, *1*, *3*, *5*). На внутренних сторонах оболочек тапетальных клеток находятся орбикулы, которые имеют неправильную форму, фибриллярный материал окружает каждую орбикулу, соединяя их между собой (табл. I, *1*, *2*, *4*, *6*). Радиальные стенки видны плохо, так как из-за отсутствия содержимого клетки тапетума сминаются, наружные и внутренние стенки их оказываются сближенными (табл. I, *2*).

Анализ пыльников после обработки их концентрированной серной кислотой показал, что вышеописанная фибриллярная оболочка тапетальных клеток ацетолизоустойчива, как и орбикулы, и электронно-плотные глобулы. На поперечных срезах ацетолизированных пыльников видны только оболочки тапетальных клеток и пыльцевых зерен, остальные ткани — эпидерма, эндотеций, средний слой — растворяются в кислоте. При просмотре ацетолизоустойчивой оболочки в плане выявляется, что наружная ее сторона состоит из сравнительно электронно-прозрачного материала, в котором располагаются как мелкие, так и крупные электронно-плотные глобулы (см. табл. I, *3*).

На срезах, приготовленных из сухих пыльников, орбикулы и эктэкзина пыльцевых зерен характеризуются слабой способностью воспринимать контрастер в отличие от эндэкзины и глобул, расположенных на наружных сторонах тапетальных клеток (табл. I, *1*, *2*; табл. II, *3*, *4*). После ацетолиза заметно усиливается контраст экзины пыльцевых зерен и орбикул. Характерным для орбикул гнетума является то, что в плане это округлые тела с выростами (табл. I, *4*), на срезах они имеют самую разнообразную форму (табл. I, *1*, *2*, *6*), проорбикулярное тело у них не выявляется. Глобулы наружной части оболочки также имеют неправильную форму (табл. I, *1*, *5*), а если рассматривать их в плане, то они выглядят как округлые образования (табл. I, *3*). На ацетолизированном материале хорошо видно, что края орбикул мелкозубчатые (табл. I, *6*), у глобул края не изрезанные, ровные. Орбикулы окружены фибриллярным материалом, глобулы как бы сидят на наружной стороне оболочки, их вершины направлены внутрь тапетальной клетки.

Параллельно с изучением оболочек клеток тапетума проводили исследование оболочек пыльцевых зерен. По данным световой микроскопии они однолептомные, шаровидные, в очертании почти округлые, 10.8—11.0 (13.5) мкм в наибольшем диаметре. Лептома погруженная, округлого или реже овального очертания. Экзина около 2.0 мкм толщины, шишковато-шипиковатая, край ее на оптическом разрезе волнистый. Ширина равномерно утолщенная.

Данные СЭМ (см. табл. II, *1*, *2*, *5*). Экзина с шишковатыми бугорками, на поверхности которых имеются мелкие острые шипики в числе 3—7. Лептома неровного очертания, ее поверхность с такой же, но более мелкой скульптурой. Орбикулы полушаровидные, 0.4 мкм в диам., покрытые скульптурой из продолговатых, неровных бугорков, очертание орбикул в плане округлое или широкоовальное. Трифина на поверхности пыльцевых зерен отсутствует.

Данные ТЭМ (см. табл. II, *3*, *4*). На ультратонких срезах экзины виден толстый покров, отдельные части которого куполовидно возвышаются, утолщены в центре и утончаются к краям, образуют шишковидно-бугорчатую скульптуру, шипики на покрове тонкозаостренные, под покровом расположены шаровидные или шаровидно-цилиндрические бакулы, подстилающий слой отсутствует. Под бакулами находятся скопления мелких гранул, перемежающихся с двумя верхними ламеллами, самая верхняя из них извилистая, образует пологие складки, вторая расположена полого, остальные ламеллы собраны в плотную пачку.

После обработки сеточек со срезами 1N раствором КОН наблюдалась та же картина, что и после ацетолиза — все ткани растворялись (на срезах появлялись белые пятна), кроме оболочек тапетальных клеток и пыльцевых зерен.

Обсуждение результатов

Тапетодерма пыльников представляет собой ацетолизоустойчивую оболочку, окружающую каждую тапетальную клетку. На ее внешней стороне выявлены относительно крупные глобулы спорополленина, которые сидят на ацетолизоустойчивом материале, на внутренней стороне располагаются орбикулы, погруженные в фибриллярный ацетолизоустойчивый материал. Особенностью ультраструктурной организации ацетолизоустойчивой оболочки пыльников гнетума, несомненно, является значительная величина спорополлениновых глобул на наружной части оболочки, в некоторых случаях она достигает таковой орбикул. Однако по топографии, ультраструктуре, вероятно, и химизму они отличаются от орбикул. На других растениях было четко показано, что формирование орбикул связано с возникновением проорбикулярного тела и отложением на нем спорополленина. Спорополлениновые глобулы наружной части тапетодермы формируются без проорбикулярных тел (Steer, 1977; Голубева, 1983).

Хотелось бы отметить факт вхождения орбикул в состав спорополлениновой оболочки в процессе всего развития пыльника вплоть до его высыхания. Представление о включении орбикул в состав экзины и перины, несмотря на отсутствие сведений об их природе, функции, о растворении спорополленина орбикул, еще высказывается в некоторых современных работах.

Сравнивая ультраструктуру ацетолизоустойчивых оболочек тапетальных клеток исследованного вида гнетума и представителя отдела голосеменных *Pinus sylvestris* (Орел, Голубева, 1982), можно заметить сходство в плане строения и топографии ацетолизоустойчивых оболочек тапетальных клеток. На внутренней тангентальной стороне располагаются орбикулы, скрепленные между собой ацетолизоустойчивым фибриллярным материалом, радиальные стенки состоят только из него. Наружная тангентальная сторона тапетальной оболочки сосны представлена двумя слоями — гомогенным и фибриллярным, у гнетума обнаружен один слой с глобулами на поверхности. В орбикулах гнетума на гербарном материале проорбикулярное тело не выявлено. Однако для окончательного доказательства его отсутствия у филогенетически древнего растения, каким является гнетум, необходимы исследования пыльников на разных фазах развития. Глобулы на наружной части оболочки возникают путем наложения молекул спорополленина на ацетолизоустойчивый слой. Морфогенез глобул и орбикул осуществляется в экстраплазматическом пространстве, их форма в целом типична для таксона. Форма, величина и число орбикул на единицу поверхности также могут характеризовать таксон (Banerjee, 1967; Огородникова, 1976; Москалева, Огородникова, 1977). Структура спорополлениновой оболочки в зоне прикрепления к ней орбикул сильно варьирует на уровне семейств. У представителей *Poaceae* и *Solanaceae* она приобретает вид сетчатого слоя, у некоторых *Liliaceae* между орбикулами выявляются двухслойные спирально закрученные ламеллы, у видов сем. *Chenopodiaceae* она представлена ацетолизоустойчивым фибриллярным материалом. Оболочка тапетальных клеток пыльников *Gnetum africanum* по своей ультраструктуре сходна с таковой представителей родов *Pinus* и *Beta* и отличается более существенными деталями у представителей *Poaceae*, *Liliaceae*, *Solanaceae* и др.

Строение экзины у *G. africanum* имеет большое сходство со строением экзины голосеменных, и особенно порядка *Coniferales*. Сходство это заключается в толстом покрове, в отсутствии подстилающего слоя, в большом числе ламелл, а также в скоплениях мелких гранул между двумя верхними ламеллами. Обособляет гнетум от многих голосеменных наличие бакуловидных образований под покровом и мелкий размер пыльцевых зерен, что сближает их с пыльцой ранних покрытосеменных растений.

Лептома, которая характерна для пыльцевых зерен гнетума, — древнее образование, свойственное пыльцевым зернам многих представителей *Podocarpaceae*, *Pinaceae*, *Araucariaceae*, *Taxodiaceae* и др. Лептома редко встречается у пыльцевых зерен покрытосеменных (*Peperomia*). Можно предположить, что лептома — предшественница борозды.

Тип скульптуры экзины гнетума своеобразен, у представителей голосеменных лишь один род *Sciadopitys* имеет сходную скульптуру, причем сходную со скульптурой только *G. africanum*, так как остальные виды гнетума снабжены шиповатой скульптурой. У покрытосеменных особенно пыльцевые зерна *Peperomia* имеют скульптуру, похожую на таковую у пыльцы гнетума (Куприянова, 1983). G. Erdtman (1965) назвал скульптуру экзины *Gnetum africanum* островковой (insula — остров). Островковая скульптура, называемая также ареолятной (area — площадка), часто встречается у ветроопыляемых покрытосеменных, она особенно характерна для пыльцевых зерен двух обширных семейств однодольных растений — *Poaceae* и *Cyperaceae*. Однако площадковая, или островковая, скульптура все же резко отличается от скульптуры *Gnetum africanum* как надпокровными, так и подпокровными образованиями.

Таким образом, как в отношении ультраструктуры экзины, так и оболочек клеток тапетума *G. africanum* имеет сходное строение с некоторыми голосеменными и покрытосеменными. Тапетодерма, возникающая в пыльнике одновременно с палинодермой и сохраняющаяся в нем вплоть до высыпания пыльцы, служит вместилищем пыльцы, как и наружные слои, и, вполне вероятно, выполняет определенную роль в раскрывании пыльника.

ЛИТЕРАТУРА

Вишнякова М. А. Морфология спорополлениновой экстратапетальной мембраны в пыльниках растений с амебоидным тапетумом. — Тр. по прикл. бот., ген., сел., 1983, т. 74, № 2, с. 79—87. — *Голубева Е. А.* Развитие пыльников фертильных и стерильных (ЦМС) растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). — Тр. по прикл. бот., ген., сел., 1977, т. 60, № 2, с. 94—98. — *Голубева Е. А.* Формирование ацетолизоустойчивых оболочек пыльцевых зерен и клеток тапетума пыльников *Beta vulgaris* L. — Тр. по прикл. бот., ген., сел., 1983, т. 74, с. 56—64. — *Куприянова Л. А.* Некоторые идеи об эволюции пыльцы. Палинология в СССР. М.: Наука, 1980. 135 с. — *Куприянова Л. А.* Скульптура пыльцы гнетума — сходство или родство? — Природа, 1983, № 12, с. 70—71. — *Москалева Г. И.*, *Огородникова В. Ф.* Ультраструктура экзины и тапетальной пленки пыльников томатов (*Lycopersicon esculentum* Mill., *L. peruvianum* Mill., *L. hirsutum* Humb. et Bonp.). — Тр. по прикл. бот., ген., сел., 1977, т. 60, № 2, с. 16—24. — *Огородникова В. Ф.* Ультраструктура тапетальной пленки пыльников культурных растений. — Тр. по прикл. бот., ген., сел., 1976, т. 58, № 1, с. 124—129. — *Огородникова В. Ф.* Структура тапетальных пленок пыльников *Triticum aestivum* L., *Secale* *cereale* L., *Avena sativa* L. — Тр. по прикл. бот., ген., сел.,1977, т. 60, № 2, с. 99—104. — *Орел Л. И.* Тапетодерма. Происхождение перины в микроспорангиях растений. — Тез. VII делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1983, с. 266. — *Орел Л. И., Вишнякова М. А., Константинова Л. Н.* Ультраструктура экстратапетальной спорополлениновой мембраны пыльников подсолнечника. — Цитология, 1985, т. 26, № 7, с. 767—772. — *Орел Л. И., Голубева Е. А.* Ацетолизоустойчивая оболочка тапетальных клеток микроспорофиллов *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 49—53. — *Орел Л. И., Голубева Е. А.* Действие аллелей x и z на ультраструктуру пыльников сахарной свеклы при ЦМС. — Генетика, 1985, т. 6, с. 1002—1011. — *Орел Л. И., Огородникова В. Ф.* Ультраструктура и онтогенез тапетальной пленки пыльников ржи (*Secale cereale*). — Бюл. ВИР, 1978, т. 83, с. 72—81. — *Тахтаджян А. Л.* Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с. — *Banerjee U. C.* Ultrastructure of tapetal membranes in grasses. — Grana Palyn., 1967, vol. 7, N 2, p. 365—377. — *Carniel K.* Über die Körnchen-Schicht in den Pollensäcken von Gnetum gnemon. — Österr. Bot. Z., 1966, Bd 113, N 3/4, S. 368—374. — *Davis G. L.* The anther tapetum, Ubish granules and hay fever. — Austral. J. Sci., 1967, Bd 30, N 6, p. 235. — *Erdtman G.* Pollen and spore morphology (plant taxonomy). Gymnospermae, Bryophyta (Text). Uppsala, 1965. 191 p. — *Heslop-Harrison J.* An acetolysis-resistant membrane investing tapetum and sporogenous tissue in the anthers of certain *Compositae*. —Canad. J. Bot., 1969, vol 47, N 4, p. 541—545. — *Hesse M.* Pollenkitt is lacking in *Gnetum gnemon* (*Gnetaceae*). — Pl. Syst. Evol., 1980, vol. 136, N 1, p. 41—46. — *Steer M. W.* Differentiation of the tapetum in Avena. I. The cell surface. — J. Cell Sci., 1977, vol. 25, N 9, p. 125—138. — *Taylor T. N.* The ultrastructure of schopfipollenites: orbicules and tapetal membranes. — Amer. J. Bot., 1976, vol. 63, N 6, p. 857—862.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 22 II 1985.

УДК 576.3 : 581.3 : 635.939.73

Бот. журн., т. 71, № 6

М. А. Вишнякова, В. К. Лебский

МОРФОЛОГИЯ СПОРОПОЛЛЕНИНОВЫХ ОБОЛОЧЕК ТАПЕТУМА ПЫЛЬНИКОВ НЕКОТОРЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

M. A. VISHNJAKOVA, V. K. LEBSKY. MORPHOLOGY OF ANTHER TAPETUM SPOROPOLLENIN WALLS IN SOME ANGIOSPERMS

Изучена морфология спорополлениновых оболочек тапетума секреторного и амебоидного типов у 40 видов растений, относящихся к 14 семействам, 12 порядкам. Показаны разнообразие морфологии и генетическая детерминированность строения спорополлениновых оболочек тапетальных клеток для каждого вида у покрытосеменных. Обсуждается таксономическая значимость морфологии спорополлениновых оболочек тапетума.

Наличие спорополлениновых оболочек тапетальных клеток пыльников покрыто- и голосеменных показано для большого числа растений. К настоящему времени стало очевидным принципиальное различие строения этих оболочек в пыльниках с секреторным и амебоидным тапетумами. В частности, характерные для секреторного тапетума орбикулы отсутствуют в пыльниках с амебоидным тапетумом. Вначале орбикулы рассматривали как несвязанные частицы, лежащие на внутренней, обращенной в пыльцевое гнездо поверхности тапетальных клеток. Позднее стало известно, что они являются частью многокомпонентной спорополлениновой оболочки, окружающей каждую клетку секреторного тапетума (Banerjee, 1967; Романов, 1970; Романов, Грабовская, 1973; Голубева, 1977; Москалева, Огородникова, 1977; Огородникова, 1977; Орел, Огородникова, 1978). Исследование тонкой структуры орбикул в пыльниках различных растений позволило выявить разнообразие их формы и сделать предположение о возможности использования этого критерия в таксономии (Rowley, 1962; Heslop-Harrison, 1963; Banerjee, 1967). Однако пока не доказано, что орбикулы являются неотъемлемым атрибутом секреторного тапетума у всех растений.

В пыльниках с амебоидным тапетумом спорополлениновое образование формируется только на наружной (обращенной в сторону средних слоев) поверхности тапетальных клеток, в связи с чем оно получило название «экстратапетальная мембрана» (Heslop-Harrison, 1969; Gupta, Nanda, 1972).

Исследование ацетолизированных спорополлениновых оболочек тапетума секреторного типа с помощью трансмиссионного электронного микроскопа выявило разнообразие их морфологии у разных семейств (Огородникова, 1976), а также межродовые и межвидовые различия их ультраструктуры у ряда растений из семейств *Poaceae* и *Solanaceae* (Москалева, Огородникова, 1977; Огородникова, 1977). Показаны межродовые и межвидовые различия морфологии спорополлениновой экстратапетальной мембраны в пыльниках растений с амебоидным тапетумом (Вишнякова, 1983б, 1984).

Все эти данные свидетельствуют о том, что ультраструктура спорополлениновых оболочек тапетума пыльников растений является признаком, который может быть использован в систематике.

Известно, что при нарушении нормального развития пыльников у растений с различными типами стерильности (ЦМС и гаметоцидной) ультраструктура спорополлениновых оболочек тапетума претерпевает различные отклонения от нормы, т. е. генетически детерминированное ее строение нарушается (Голубева, 1977; Вишнякова, 1983а; Орел и др., 1984).

В данной работе приведены результаты изучения морфологии спорополлениновых оболочек тапетальных клеток пыльников с секреторным и амебоидным тапетумами у растений из различных семейств.

Материал и методика

Изучали 40 видов культурных и дикорастущих растений, относящихся к 14 семействам, 12 порядкам. Морфологию спорополлениновых оболочек тапетума исследовали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа JEM-7 после ацетолиза пыльников в концентрированной серной кислоте (Романов, 1970). После напыления золотом эти же ацетолизоустойчивые образования просматривали в сканирующем микроскопе BS-300. Ферментативную мацерацию пыльников проводили комплексом ферментов, выделенных из зобной железы виноградной улитки (Солнцева, Левковский, 1978). Метод ацетолиза полутонких срезов пыльников, заключенных в эпоксидные смолы (Dickinson, Bell, 1973), мы применили к материалу, заключенному в парафин. На срезы пыльников толщиной 10—12 мкм наносили каплю ацетолизирующей смеси, состоящей из уксусного ангидрида и концентрированной серной кислоты (9 : 1), и нагревали в пламени спиртовки 1—2 мин. После осторожного промывания водой из пипетки на срезы наносили глицерин, накрывали покровным стеклом и исследовали в световом микроскопе Biolar.

Результаты и обсуждение

Экстратапетальное расположение спорополлениновой мембраны в пыльниках растений с амебоидным тапетумом довольно быстро и наглядно можно продемонстрировать путем ферментативной мацерации пыльников и ацетолиза их поперечных срезов. После обработки пыльников комплексом ферментов виноградной улитки различие двух типов тапетума по топографии спорополлениновых оболочек удается продемонстрировать на тапетально-пыльцевых комплексах. Как и при ацетолизе, отделение их от соматических тканей пыльника в растворе ферментов осуществляется по наружной тангентальной стороне тапетальных клеток. Просмотр окрашенных с помощью реакции Шифф-иодная кислота (ШИК) тапетально-пыльцевых комплексов в световом микроскопе демонстрирует клеточный характер секреторного тапетума и плазмодиальный характер амебоидного тапетума в пыльниках, содержащих одноядерные пыльцевые зерна (табл. I, *а*, *б*).

Применение метода ацетолиза срезов пыльников, заключенных в парафин, также демонстрирует существенное различие в строении спорополлениновых оболочек двух типов тапетума: наличие оболочки с орбикулами вокруг каждой клетки у секреторного (табл. I, *в*) и экстратапетальный характер ацетолизоустойчивого образования у амебоидного (табл. I, *г*). Этот метод позволил установить, что в пыльниках растений сем. *Dipsacaceae*—*Scabiosa bipinnata* C. Koch и *S. lucida* Vill., тапетум которых выделен в особый тип — тапетальную ткань (Камелина, 1980), образуется типичная для амебоидного тапетума экстратапетальная мембрана (табл. I, *д*). Тапетальная ткань ворсянковых формируется из изначально однослойного тапетума, который после стадии тетрад заполняет пыльцевое гнездо, формируя при этом оболочки вокруг тапетальных протопластов. В случае нарушения подобной реорганизации тапетума в пыльниках ворсянковых происходит полная стерилизация пыльцы. Такой тип тапетума описан только для представителей сем. *Dipsacaceae*; химическая природа вновь образующихся клеточных стенок в тапетальной ткани пока неизвестна, однако формирование в пыльниках растений этого семейства экстратапетальной спорополлениновой мембраны, характерной для амебоидного тапетума, свидетельствует о том, что своеобразие тапетума ворсянковых не включает формирования какого-то особого типа спорополлениновых оболочек.

Экстратапетальная мембрана в пыльниках, где тапетум в посттетрадный период формирует плазмодий, не имеет орбикул, но обладает характерным для таксона микрорельефом, обусловленным утолщениями мембраны. Исследование представителей трех семейств выявило таксономические различия формы утолщений, которые видны в трансмиссионном, но особенно наглядно — в сканирующем микроскопах. У *Helianthus annuus* L. (сем. *Asteraceae*) ацетолизированная экстратапетальная мембрана — электронно-прозрачный слой спорополленина с утолщениями губчатой и гранулярной формы (Вишнякова, 1983б; Орел и др., 1984). У *Linum usitatissimum* L. (сем. *Linaceae*) она не имеет характерных утолщений и представляет собой сравнительно электронно-прозрачный слой (табл. I, *з*, *и*). У видов рода *Lonicera* (сем. *Caprifoliaceae*) она обладает гранулированным микрорельефом, который обусловливает ее относительную непроницаемость для электронов. На пяти видах жимолости (*Lonicera turczaninowii* Pojark., *L. edulis* Turcz., *L. tatarica* L., *L. kamtschatica* Pojark., *L. caprifolium* L.) было показано, что скульптурированность экстратапетальной мембраны характерна для вида. Межвидовые различия этого образования у жимолости выражаются в форме, величине и плотности гранулоподобных утолщений (Вишнякова, 1983б).

Межвидовые различия спорополлениновых оболочек в пыльниках растений с секреторным тапетумом[1] выявляются в различной степени. Например, у исследованных видов семейств *Poaceae* и *Solanaceae* различия определяются не столько формой орбикул, сколько их величиной, количеством на единицу площади, размером ячей «сетчатого слоя», к которому они прикреплены, его плотностью. В целом же на основании литературных и собственных данных можно заключить, что изученные семейства имеют характерную для них морфологию орбикул. Так, видам сем. *Solanaceae* присущи гладкие, округлые, несколько приплюснутые орбикулы. Это показано на видах, изученных ранее (Огородникова, 1976; Москалева, Огородникова, 1977), и нами для видов родов *Capsicum*, *Solanum*, *Lycopersicon* (табл. II, *а*, *б*). У злаков орбикулы сферические, шиповатые. Единообразие их формы в пределах семейства отмечено у ряда представителей родов *Zea*, *Phleum*, *Dactylis*, *Spartina* (Banerjee, 1967), *Avena*, *Secale*, *Triticum* (Огородникова, 1976, 1977) и нами у *Aegilops*, *Agropyron*, *Dactylis* и *Triticum* (табл. II, *в*, *г*). У видов сем. *Papaveraceae* орбикулы сложной, складчатой формы (табл. II, *д*, *е*).

Интересными для исследования морфологии тапетальных спорополлениновых оболочек являются виды сем. *Caprifoliaceae*, так как одни роды этого семейства (*Sambucus*, *Viburnum*) имеют секреторный тапетум, а другие (*Lonicera*, *Symphoricarpus*) — амебоидный (Davis, 1966). Исследование спорополлениновых оболочек тапетума секреторного типа семи видов рода *Sambucus* — *S. racemosa* L., *S. coreana* (Nakai) Kom. et Aliss., *S. pubens* Michaux, *S. tigrani* Troitzky, *S. ebulus* L., *S. nigra* L., *S. sieboldiana* (Miq.) Schwer. — показало межвидовые различия по густоте расположения, величине и форме орбикул. Она у видов рода *Sambucus* может быть почти сферической (*S. racemosa*, *S. ebulus*), овально-удлиненной (*S. pubens*, *S. sieboldiana*), асимметрично-лопастной (*S. tigrani*) (табл. I, *е*, *ж*). Слой, с которым ассоциированы орбикулы, также имеет различную морфологию в пределах рода. Он может быть почти бесструктурным, электронно-прозрачным, либо нести многочисленные различной величины и формы глыбки спорополленина.

---

[1] Обсуждая морфологию спорополлениновых оболочек тапетума секреторного типа, мы имеем в виду только внутреннюю, обращенную в пыльцевое гнездо часть этой оболочки.

Таким образом, на основании литературных и собственных данных можно заключить, что спорополлениновые оболочки тапетальных клеток покрытосеменных обладают скульптурированностью, которая генетически детерминирована для данного таксона. Более того, форма спорополлениновой поверхности орбикул, как правило, схожа с рельефом сэкзины пыльцевых зерен, который является устойчивым таксономическим признаком. Сходство в орнаментации экзины пыльцевых зерен и орбикул отмечено, начиная с первых электронно-микроскопических исследований этих структур (Rowley e. a., 1959; Rowley, Skvarla, 1974; Heslop-Harrison, 1963; Christensen e. a., 1972; Nillson, Robyns, 1974). J. Rowley с соавторами (1959) отметили, что экзина пыльцевых зерен и орбикулы видов рода *Poa* покрыты шипиками, у *Degeneria* — гладкие, у *Cryptomeria* — гранулярные. Авторы предположили, что это сходство должно объясняться единым генетическим контролем за формой орбикул и экзины пыльцевых зерен. Наиболее наглядно сходство в скульптурированности сэкзины и орбикул, а также их межвидовые различия показаны в работе S. Nillson и A. Robyns (1974) для представителей рода *Quararibea* (сем. *Bombacaceae*). К настоящему времени накоплено значительное количество данных о структурной и временно́й корреляции в формировании спорополлениновых образований пыльцевых зерен и тапетума (Heslop-Harrison, Dickinson, 1969; Christensen e. a., 1972; Голубева, 1983; Резникова, 1984, и др.), что также свидетельствует в пользу единого генетического контроля за формой орбикул и экзины пыльцевых зерен, а кроме того, спорополленин для их создания может, по-видимому, поставляться из единых источников (Резникова, 1984).

Необходимо отметить, что, несмотря на многочисленные исследования, посвященные ультраструктурным аспектам развития тапетума и сопряженного с ним процесса формирования орбикул, работ, обращающих специальное внимание на форму орбикул и детальное строение всех компонентов спорополлениновых оболочек тапетума, очень немного. Еще меньше работ, посвященных сравнительно-морфологическому изучению этих образований у растений различных систематических групп. К ним можно отнести работы U. Banerjee (1967), Nillson и Robyns (1974), В. Ф. Огородниковой (1976, 1977), Г. И. Москалевой и В. Ф. Огородниковой (1977).

Не проводили ранее и сравнительно-морфологического исследования экстратапетальной спорополлениновой мембраны пыльников с амебоидным тапетумом, которая, как выяснилось, также имеет таксономически определенный микрорельеф (Вишнякова, 1983б, 1984).

Из работ, посвященных морфологии спорополлениновых оболочек секреторного тапетума, следует, что форма орбикул у покрытосеменных очень разнообразна, однако более или менее однотипна в пределах семейства. Генетически детерминирована и морфология компонентов спорополлениновых оболочек, с которыми скреплены орбикулы. Эти компоненты (или компонент) в литературе выступают под разными названиями: тапетальная мембрана (Banerjee, 1967), ретикулум (Christensen e. a., 1972), тапетальная пленка (Резникова, 1984). Морфология этих компонентов весьма разнообразна. Например, сетчатое переплетение спорополлениновых тяжей, характерное для злаков и пасленовых (Огородникова, 1976, 1977; Москалева, Огородникова, 1977), отсутствует у многих других семейств. Ацетолизоустойчивое образование, с которым скреплены орбикулы, у многих растений может представлять собой сравнительно электронно-прозрачный слой спорополленина с генетически определенным микрорельефом. Подобный компонент спорополлениновой оболочки тапетальных клеток описан для *Beta vulgaris* L. (сем. *Chenopodiaceae*) (Огородникова, 1976; Голубева, 1977), *Allium cepa* L. (сем. *Alliaceae*), *Polygonatum odoratum* L. (сем. *Polygonaceae*) (Огородникова, 1976) и у представителей изученных нами родов *Sambucus* (сем. *Caprifoliaceae*), *Magnolia* (сем. *Magnoliaceae*), *Gladiolus* (сем. *Iridaceae*), *Clematis* и *Aquilegia* (сем. *Ranunculaceae*). У видов рода *Lilium* (сем. *Liliaceae*) наряду с тапетальной пленкой и орбикулами в спорополлениновую оболочку тапетальной клетки входят фибриллярные и стержневидные компоненты (Резникова, 1984), правда, в данном случае описание было проведено на неацетолизированном материале. У одного из видов рода *Glycine* — *G. hispida* Moench (сем. *Fabaceae*) — орбикулы на неацетолизированном материале выявлены в комплексе с веществом, которое по его гистохимическим характеристикам авторы отнесли к полисахаридам (Madjd, Roland-Heydacker, 1978). Каждая орбикула как бы заключена в каплю такого вещества. Для голосеменных на примере *Pinus sylvestris* (сем. *Pinaceae*) показано, что орбикулы находятся в фибриллярном компоненте, который разрушается методом обычного ацетолиза, и для сохранения целостности структуры спорополлениновой оболочки тапетума у этого растения требуется специальная обработка (Орел, Голубева, 1982).

Нам пока не удалось выяснить детальное строение спорополлениновых оболочек тапетума пыльников представителей следующих исследованных семейств: *Cucurbitaceae*, *Fabaceae*, *Magnoliaceae*. Трудности, с которыми мы столкнулись при обработке материала, могут быть устранены только при применении комплекса методов исследования и, возможно, их модификацией.

Подводя итог, можно еще раз подчеркнуть, что морфология спорополлениновых оболочек тапетальных клеток пыльников покрытосеменных генетически детерминирована и таксономически определенна. Следовательно, наряду с экзиной пыльцевых зерен ее можно считать устойчивым ультраструктурным признаком, который можно использовать в систематике.

ЛИТЕРАТУРА

Вишнякова М. А. Влияние гиббереллина на процессы образования спорополленина в пыльниках подсолнечника. — В кн.: Развитие мужской генеративной сферы растений (морфофизиологические аспекты). Симферополь, 1983а, с. 21—22. — *Вишнякова М. А.* Морфология экстратапетальной спорополлениновой мембраны в пыльниках растений с амебоидным тапетумом. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1983б, т. 74, с. 79—87. — *Вишнякова М. А.* Экстратапетальная спорополлениновая мембрана в пыльниках растений с амебоидным тапетумом. — В кн.: Тез. докл. VII делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1984, с. 259. — *Голубева Е. А.* Развитие пыльников фертильных и стерильных (ЦМС) растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1977, т. 60, № 2, с. 94—98. — *Голубева Е. А.* Формирование ацетолизоустойчивых оболочек пыльцевых зерен и клеток тапетума пыльников *Beta vulgaris* L. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1983, т. 74, с. 56—64. — *Камелина О. П.* Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л.: Наука, 1980. 103 с. — *Москалева Г. И.*, *Огородникова В. Ф.* Ультраструктура экзины и тапетальной пленки томатов (*Lycopersicon esculentum* Mill., *L. peruvianum* Mill., *L. hirsutum* Humb. et Bonp.) — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1977, т. 60, № 2, с. 16—24. — *Огородникова В. Ф.* Ультраструктура тапетальных пленок некоторых культурных растений. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1976, т. 58, № 1, с. 124—129. — *Огородникова В. Ф.* Структура тапетальных пленок пыльников *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L. и *Avena sativa* L. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1977, т. 60, № 2, с. 99—104. — *Орел Л. И.*, *Вишнякова М. А.*, *Константинова Л. Н.* Ультраструктура ацетолизоустойчивой экстратапетальной мембраны в пыльниках подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). — Цитология, 1984, т. 26, № 7, с. 767—771. — *Орел Л. И.*, *Голубева Е. А.* Ацетолизоустойчивая оболочка тапетальных клеток микроспорофиллов *Pinus sylvestris* L. (*Pinaceae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 39—47. — *Орел Л. И.*, *Огородникова В. Ф.* Ультраструктура и онтогенез тапетальной пленки пыльников ржи (*Secale cereale* L.). — Бюл. ВИР, 1978, вып. 83, с. 72—81. — *Резникова С. А.* Цитология и физиология развивающегося пыльника. М.: Наука, 1984. 266 с. — *Романов И. Д.* Особенности развития пыльцы злаков и значение их для некоторых цитологических исследований. — Генетика, 1970, т. 6, № 10, с. 11—24. — *Романов И. Д.*, *Грабовская С. Р.* Механизм прикрепления пыльцевых зерен злаков к стенке гнезд пыльников. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1973, т. 50, № 1, с. 285—293. — *Солнцева М. П.*, *Левковский В. П.* Ускоренное изготовление постоянных препаратов целых зародышевых мешков и пыльцевых комплексов растений. — Цитология и генетика, 1978, т. 12, № 6, с. 489—492. — *Banerjee U. C.* Ultrastructure of the tapetal membranes in grasses. — Grana Palynol., 1967, vol. 7. N 2—3, p. 365—377. — *Christensen J. E.*, *Horner H. T.*, *Lersten N. R.* Pollen wall and tapetal orbicular wall development in *Sorghum bicolor* L. (*Gramineae*). — Amer. J. Bot., 1972, vol. 59, N 1, p. 43—58. — *Davis G. I.* Systematic embryology of the angiosperms. N. Y. etc.: Wiley, 1966. 528 p. — *Dickinson H. G.*, *Bell P. R.* The identification of sporopollenin in sections of resin embedded tissue by controlled acetolysis. — Stain Technol., 1973, vol. 48, N 1, p. 17—23. — *Gupta S. C.*, *Nanda K.* Occurrence and histochemistry of the anther tapetal membrane. — Grana, 1972, vol. 12, N 2, p. 99—104. — *Heslop-Harrison J.* Origin of exine. — Nature (London), 1963, N A195, p. 1069—1071. — *Heslop-Harrison J.* An acetolysis-resistant membrane investing tapetum and sporogenous tissue in the anthers of certain *Compositae*. — Canad. J. Bot., 1969, vol. 47, p. 541—544. — *Heslop-Harrison J.*, *Dickinson H. G.* Time relationships of sporopollenin synthesis associated with tapetum and microspores in *Lilium*. — Planta, 1969, vol. 84, p. 199—214. — *Madjd A.*, *Roland-Heydacker F.* Sécrétions et dégénerescence des cellules du tapis dans l'anthère de *Soja hispida* Moench, *Papilionaceae*. — Grana, 1978, vol. 17, N 3, p. 167—174. — *Nillson S.*, *Robyns A.* Pollen morphology and taxonomy of the genus *Quarari-*

bea s. l. (*Bombacacae*). — Bul. Jard. Bot. Nat. Belg., 1974, vol. 44, N 1/2, p. 77—99. — *Rowley J. R.* Ubish body development in *Poa annua*. — Grana Palynol., 1962, N 4, p. 25—36. — *Rowley J. R., Mühlethaler K., Frey-Wissling A.* A route for transfer of materials through the pollen grain wall. — J. Biophys. Biochem. Cytol., 1959, N 6, p. 537—538. — *Rowley J. R., Skvarla J. J.* Plasma membrane-glycocalyx origin of Ubish body wall. — Pollen et Spores, 1974, vol. 16, N 4, p. 441—448.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 30 V 1985.

УДК 581.3 : 582.951.4

Бот. журн., т. 71, № 6

С. П. Шпилевая, К. В. Ильченко, Г. Б. Успенский

ИССЛЕДОВАНИЕ РОСТА ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБОК ПРИ СОВМЕСТИМЫХ И НЕСОВМЕСТИМЫХ ОПЫЛЕНИЯХ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ БУТОНОВ *NICOTIANA ALATA* (*SOLANACEAE*)

S. P. SHPILEVAYA, K. V. ILCHENKO, G. B. USPENSKY. INVESTIGATION OF POLLEN TUBE GROWTH IN COMPATIBLE AND INCOMPATIBLE POLLINATIONS OF DIFFERENT AGE FLOWER BUDS IN *NICOTIANA ALATA* (*SOLANACEAE*)

Изучен рост совместимых и несовместимых пыльцевых трубок (ПТ) *Nicotiana alata* при опылении бутонов за 4—0 сут до раскрытия цветка. Установлено, что система несовместимости формируется за сутки до раскрытия бутонов. Прорастание пыльцы и внедрение ПТ в рыльце не зависят от типа опыления и возраста бутона. Скорость роста совместимых ПТ находится в прямой зависимости от возраста пестика, несовместимых — в обратной. Гибель несовместимых ПТ происходит после образования спермиев, на вторые сутки. Ингибирование роста несовместимых ПТ локализовано в зоне перехода рыльца в столбик и в верхней трети столбика. Изучены особенности градиентов РНК, белков и нерастворимых полисахаридов по длине ПТ.

Прогамная фаза оплодотворения в значительной степени определяет конечный результат всего процесса образования семени. Пыльца гидратируется на рыльце, что приводит к взаимодействию белков оболочек последней с поверхностными белками рыльца. В таксонах с гаметофитной системой несовместимости поверхностные белки рыльца не препятствуют прорастанию пыльцы и росту пыльцевых трубок (ПТ), отторжение несовместимых ПТ происходит в основном в проводниковой ткани столбика (Линскенс, 1973; Shivanna, 1979, 1982). Наиболее полно гаметофитная система самонесовместимости изучена на представителях онагровых, лилейных, пасленовых и злаковых. Однако ингибирование роста ПТ у онагровых и злаковых локализовано на поверхности рыльца, а у лилейных и пасленовых — в столбике (Heslop-Harrison, 1975).

Предполагается, что у представителей семейств *Solanaceae*, *Liliaceae*, *Leguminosae* и *Rosaceae* процессы узнавания и отторжения осуществляются в результате взаимодействия кончика растущей ПТ и проводниковых путей столбика на уровне сигнальных (информационных, рецепторно-эффекторных) молекул кончика ПТ и секрета межклетников или канала столбика пестика. Ингибирование и отторжение самонесовместимых ПТ происходят в тех случаях, когда они несут S-аллель, идентичный S-аллелю диплоидного спорофитного пестика (East, 1934). Несовместимые ПТ спустя некоторое время перестают расти и разрушаются. Согласно J. Heslop-Harrison (1978), торможение роста самонесовместимых ПТ может объясняться локализацией S-аллеля в ограниченном участке проводниковой ткани; индукцией трансляции S-аллеля опылением или более специфично отдельными компонентами растущей ПТ; дифференциальным синтезом продукта S-аллеля в растущей ПТ.

Рецептивность рылец у некоторых исследованных видов (петуния, табак) проявляется на ранних стадиях развития бутонов, до появления на их поверхности экссудата (Shivanna, Sastri, 1976, 1981). Изучение рецептивности рылец бутонов представляет интерес при исследовании способности активного роста самонесовместимых ПТ до формирования барьера самонесовместимости и установления времени его формирования, а также при исследовании особенностей роста ПТ по физиологически незрелым тканям рыльца и столбика.

В настоящей работе представлены результаты изучения рецептивности рылец бутонов *Nicotiana alata* Link et Otto и характера роста ПТ при проведении совместимых и несовместимых опылений за 4—0 сут до раскрытия бутона.

Материал и методы

Объект исследования — самонесовместимый вид *Nicotiana alata*. Для опыления использовали зрелую пыльцу, собранную из раскрытых цветков. Бутоны опыляли за 4—0 сут до раскрытия, в эти сроки длина столбиков с рыльцами составляла соответственно 18, 30, 50, 70 и 75 мм. В качестве контроля проводили совместимое перекрестное опыление. В каждом варианте совместимого и несовместимого опыления было использовано по 10 бутонов. Материал фиксировали смесью Карнуа (3 : 1) через 24 и 48 ч после опыления.

Определение веществ белковой, полисахаридной и липидной природы на срезах нефиксированных рылец проводили методами качественной гистохимии. Для этих целей использовали соответственно кумасси (Sedley, Scholefield, 1980), реакцию с иодом в растворе иодистого калия, судан IV и судан черный В (Дженсен, 1965). Постоянные препараты опыленных рылец со столбиками окрашивали шиффом; РНК в ядрах и цитоплазме выявляли галлоцианин-хромовыми квасцами (Зандриттер и др., 1969), ДНК и РНК — азуром В (Дженсен, 1965). Белки ядер и цитоплазмы окрашивали кумасси и комбинированной окраской алциановым синим и бромфеноловым синим (Labelle, Briere, 1971; Конский, 1976). Последний метод окраски позволил одновременно выявлять кислые и щелочные белки благодаря их различному окрашиванию: кислые белки — коричнево-красного цвета, щелочные — зелено-голубого. Углеводы определяли реакцией ШИК (Дженсен, 1965). Стадии развития зародышевых мешков в каждом варианте опыления пестиков устанавливали на временных препаратах семяпочек, мацерированных цитазой, окрашенных по Фёльгену или галлоцианин-хромовыми квасцами.

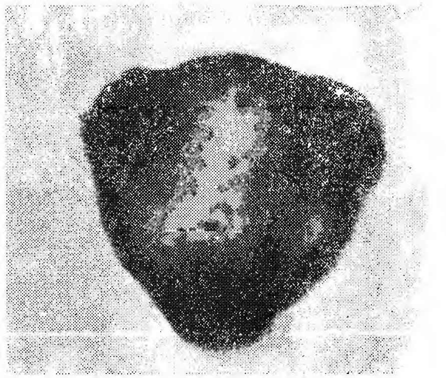
Результаты исследований

Гистохимическая характеристика рыльца и столбика. Наиболее ранняя секреция экссудата на рыльцах выявляется за 4 сут до раскрытия бутонов. Экссудат накапливается на поверхности кутикулы в виде тонкой пленки у основания папилл. В день цветения рыльце становится влажным от обилия секретируемых на его поверхности веществ и над слоем экссудата выступают только верхушки папилл. Гистохимически установлено присутствие в составе экссудата веществ белковой, полисахаридной и липидной природы. Папиллы рыльца одно-, реже — двуклеточные. На продольном срезе видно, что ядро, как правило, локализовано у основания клетки, ближе к верхушке папиллы находится крупная вакуоль, над которой расположен участок цитоплазмы, проявляющий интенсивную реакцию на белки и РНК. Паренхимные клетки рыльца вблизи его поверхности, начиная со стадии молодого бутона, имеют много основных и кислых белков. Содержание выявляемых белков постепенно снижается по мере продвижения к границе рыльца со столбиком. Цитоплазма клеток рыльца столбика богата нерастворимыми полисахаридами. В клетках столбика, расположенных снаружи от проводящих пучков, наблюдается обилие лейкопластов с 3—6 крахмальными зернами.

Состояние семяпочек за 4—0 сут до цветения. Семяпочки в завязи развиваются не синхронно: за 4 сут до раскрытия бутона наблюдаются различные стадии мейотического деления, диады и тетрады макроспор. На следующие сутки в большинстве семяпочек происходят дегенерация трех микропилярных макроспор и увеличение функционирующей халазальной, наряду с этим можно видеть много диад. За 2 сут до раскрытия бутона отмечены в основном 1-ядерные зародышевые мешки, в меньшем числе — 2-ядерные. Стадия 1-ядерного женского гаметофита преобладает также в завя-

Рис. 1. Пыльцевое зерно *Nicotiana alata*, окрашенное амидочерным 10 В.

Внеклеточные белки интины и экзины окрашены в черный цвет.



зях, исследованных за сутки до цветения; кроме того, в них уже много 2-ядерных зародышевых мешков, встречаются также 4-ядерные. В день раскрытия цветка в основной массе семяпочек наблюдаются приблизительно в равном числе 4-ядерные и сформированные 7-клеточные зародышевые мешки. Развитие женского гаметофита соответствует Polygonum-типу.

Гистохимическая характеристика пыльцы и пыльцевых трубок. Пыльца *N. alata* трехпоровая, ложнобороздная, 2-клеточная. Спорофитные белки пыльцевого зерна выявляются при окрашивании амидочерным 10 В в углублениях структур экзины, в структурах внутрипоровой экзины (рис. 1). Гаметофитные белки наиболее интенсивно выявляются в районе поры, где они формируют плотные темноокрашенные тяжи, а также по всей интине, граничащей с цитоплазмой вегетативной клетки.

Цитоплазма прорастающих на рыльце пыльцевых зерен и ПТ богата белками, РНК и полисахаридами. По мере роста и удлинения ПТ начинают прослеживаться различия в распределении этих веществ по ее длине. Наибольшая концентрация кислых белков содержится в апикальном конце ПТ, что четко демонстрируется при комбинированной окраске срезов алциановым синим и бромфеноловым синим. Яркая красно-коричневая окраска кончика ПТ по мере удаления от него к основанию ПТ постепенно замещается зеленой, что свидетельствует о преобладании в цитоплазме основных белков. Цитоплазма всех зон ПТ содержит много РНК, однако наибольшее ее количество наблюдается в апикальном участке. Помимо высокой концентрации нерастворимых полисахаридов, в молодых ПТ наблюдается много ШИК-положительных крахмальных зерен. В ПТ, растущих по столбику, отчетливо прослеживается неравномерность распределения нерастворимых полисахаридов — наибольшая их концентрация отмечается в апикальном конце. Число, размер крахмальных зерен и интенсивность их окраски в удлиняющихся ПТ заметно снижаются. В ПТ, формирующих вздутия, нерастворимых полисахаридов в апикальном участке мало.

Хроматин ядер генеративной клетки и спермиев плотно конденсирован, интенсивно окрашивается реактивом Шиффа, в них выявляется большое количество щелочных белков. Вегетативное ядро лопастное, имеет сетчатую структуру, слабо окрашивается реактивом Шиффа и другими красителями, с трудом просматривается в цитоплазме ПТ.

Рост совместимых ПТ за 4—0 сут до цветения. Во всех вариантах совместимого опыления пыльца нормально гидратировалась на рыльцах и ПТ активно внедрялись в их ткани. Как правило, основная часть ПТ росла по тканям рыльца и столбика без видимых нарушений морфологии. Вместе с тем незначительная часть ПТ формировала вздутия либо в верхних слоях рыльца, либо на уровне перехода рыльца в столбик, реже — в проводниковой ткани столбика. Во вздутиях ПТ наблюдали генеративные клетки и вегетативные ядра. Нарушения в росте ПТ чаще отмечали в материале, фиксированном через 48 ч после опыления; при этом деструктивные явления прослеживали в основном в коротких ПТ, которые формировались поздно проросшей пыльцой. Следствия физиологической гетерогенности пыльцы особенно наглядно проявлялись при совместимых опылениях за 1—0 сут до цветения, когда основная масса ПТ дорастала до основания столбика, а поздно сформированные ПТ образовывали вздутия в паренхимной ткани рыльца, либо при внедрении в ткани столбика.

Скорость роста совместимых ПТ заметно увеличивалась с возрастом пестика (рис. 2), что, очевидно, связано с достижением последним состояния фи-

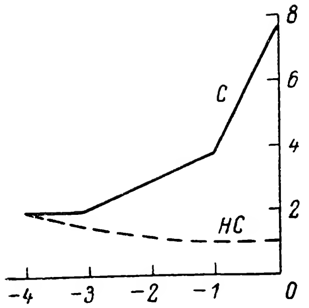


Рис. 2. Скорость роста совместимых (*С*) и несовместимых (*НС*) ПТ при опылении бутонов за —4, —3, —2, —1, 0 суток до раскрытия цветков.

По оси абсцисс — число суток до раскрытия цветка; *по оси ординат* — длина пыльцевых трубок, см.

зиологической зрелости. Активный рост множества ПТ по столбику приводил к полному разрушению его проводниковой ткани, заметному снижению количества крахмала в окружающих тканях. Деление генеративных клеток завершалось к концу первых суток роста ПТ.

Рост несовместимых ПТ за 4—0 сут до цветения. Прорастание несовместимой пыльцы на рыльцах во всех вариантах опыления происходило одинаково активно. ПТ формировали многочисленные петли на поверхности рыльца, затем врастали в его ткани. Наибольшая длина ПТ через 48 ч наблюдалась при опылении за 4 сут до раскрытия бутона и практически была одинаковой с совместимыми ПТ в этот же срок опыления (рис. 2), достигая в длину 15, а отдельные ПТ — 20 мм. Однако в дальнейшем скорость роста несовместимых ПТ постепенно снижалась и не превышала 10 мм за 48 ч роста в двух последних вариантах опыления (1—0 сут до цветения). Наблюдали обратную зависимость между скоростью роста ПТ и возрастом пестика: чем старше был пестик, тем медленнее росли несовместимые ПТ. Незначительное ингибирование роста ПТ происходило в верхних слоях рыльца, сильнее — в месте перехода рыльца в столбик и наиболее активно — в верхней части столбика, на расстоянии до 10 мм от поверхности рыльца. Дальше, вниз по столбику, проникали лишь единичные ПТ, но и они вскоре образовывали вздутия. Наиболее типичные проявления нарушений роста несовместимых ПТ — это его замедление, которое заканчивалось формированием вздутий на кончиках ПТ; изменение направления роста, реже — слияние нескольких ПТ или образование ответвлений, отложение массивных каллозных пробок, последнее особенно часто наблюдали после несовместимого опыления за 1—0 сут до цветения. Нарушения роста несовместимых ПТ сопровождались увеличением толщины их стенок. Неравномерное утолщение стенок могло приводить к образованию локальных сжатий протопласта и формированию четкоподобных расширений по длине ПТ. Количество крахмала в тканях столбика при росте несовместимых ПТ во всех вариантах опыления, особенно за 1—0 сут до цветения, практически не снижалось.

Деление генеративной клетки в несовместимых ПТ осуществлялось, как правило, на вторые сутки, сформированные клетки спермиев наблюдали к концу первых суток лишь в единичных ПТ. В отдельных случаях отмечали сформированные спермии в ПТ, которые еще находились в верхних слоях паренхимных клеток рыльца.

Обсуждение результатов

Проведенные исследования свидетельствуют о рано наступающей рецептивности рылец *N. alata*. Появление экссудата на их поверхности зарегистрировано уже за 4 сут до раскрытия бутонов, и в последующие дни интенсивность его выделения значительно возрастала. Гидратация совместимой и несовместимой пыльцы и ее прорастание на рыльцах практически не различались во все сроки опыления. Однако значительная физиологическая гетерогенность пыльцы *N. alata*, как и других видов рода *Nicotiana* (Шевченко, Елманова, 1981), сказывалась на скорости прорастания отдельных пыльцевых зерен. В результате этого в течение всего эксперимента на опыленных рыльцах наблюдали различные стадии прорастания пыльцы, внедрения ПТ в рыльце наряду с ПТ быстро проросших пыльцевых зерен, уже достигших длины нескольких сантиметров в тканях столбика. Физиологической гетерогенностью, по-видимому, можно также объяснить имевшие место случаи гибели части ПТ при совместимых опылениях. Такие явления наблюдали во все сроки совместимых опылений, и, очевидно, они закономерны при любом опылении.

В очень молодых бутонах и особенно при самонесовместимых опылениях внедрению ПТ в ткани рыльца часто предшествовал длительный рост ПТ по его поверхности. В результате в фиксированном через 48 ч материале наблюдали отдельные ПТ со спермиями и вегетативным ядром вблизи от поверхности рыльца, тогда как в случае врастания в рыльце вскоре после опыления ПТ к этому времени находились в основном на уровне верхней трети столбика.

Столбик *N. alata*, как и других пасленовых, закрытого типа. Ко времени раскрытия цветка клетки проводниковой ткани претерпевают ряд сложных физиологических преобразований, морфологически проявляющихся в разбухании оболочек клеток, ослаблении связи между ними, появлении секреторного материала на месте растворенных срединных пластинок (Эсау, 1969; Sassen, 1974; Bell, Hicks, 1976, и др.). Межклеточное вещество проводниковой ткани, являющееся продуктом секреции ее клеток, содержит белки (Jensen, Fisher, 1969; Cresti e. a., 1976; Herrero, Dickinson, 1979; Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y., 1980; Орел, Мочалова, 1983), кислые низкомолекулярные углеводы (Kroh e. a., 1970), пектины (Pluijm van der, Linskens, 1966). Таким образом, физиологическое созревание пестика сопровождается биохимическими и морфологическими преобразованиями, направленными на активацию секреторного выделения ряда биополимеров в межклеточные пространства проводниковой ткани. Применение меченых глюкозы и миоинозитола позволило получить доказательства утилизации растущими ПТ *Lilium longiflorum* этих веществ из секрета пестика для синтеза стеночного материала (Kroh e. a., 1970; Labarca e. a., 1970; Labarca, Loewus, 1973). То же показано для углеводов пестиков табака (Tupy, 1961). С другой стороны, предполагается, что на поверхности рыльца и в проводящих путях пестика находятся белки (возможно, гликопротеиды) с лектиноподобными свойствами, которые участвуют в узнавании совместимых ПТ (Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y., 1982).

Рост ПТ в столбиках очень молодых бутонов, очевидно, происходит за счет ресурсов, накопленных еще в процессе развития пыльцы. Так, при опылении за 4—3 сут до раскрытия бутона совместимые и несовместимые ПТ растут медленно и практически с одинаковой скоростью, их длина не превышает 20 мм за 48 ч роста. Однако в дальнейшем в бутонах за 2—0 сут до цветения, видимо, происходят активные биохимические преобразования в проводниковой ткани столбика, связанные с секрецией ее клеток. Рост совместимых ПТ становится более активным, и в опыленных в день цветения бутонах он в 3 раза превышает скорость роста ПТ в столбиках очень молодых бутонов, достигая длины 75 мм за 48 ч. Одновременно с этим рост несовместимых ПТ в созревающих пестиках значительно замедлялся и в опыленных за 1—0 сут бутонах длина ПТ была в 2 раза меньше по сравнению с ПТ из бутонов, опыленных за 4 сут до раскрытия, не превышая при этом 10 мм за 48 ч. Таким образом, по-видимому, за 1 сут до раскрытия бутона и осыпания пыльцы у *N. alata*, как и у петунии (Ковалева и др., 1975), завершается формирование системы самонесовместимости, что проявляется в значительном замедлении роста самонесовместимых ПТ и в конечном счете — в их гибели. Локализация барьера несовместимости приурочена к верхней части столбика, на расстоянии приблизительно 10—15 мм от поверхности рыльца. Ранними работами, выполненными на видах родов *Nicotiana* и *Petunia* (East, 1934; Sears, 1937), было продемонстрировано замедление роста несовместимых ПТ в четко ограниченной зоне столбика, однако при этом отмечалось, что единичные ПТ, которые преодолевали эту зону ингибирования, могли возобновлять свой рост и в отдельных случаях достигать завязи. Следует также обратить внимание еще на одну характерную область ингибирования роста ПТ, которая расположена в месте перехода рыльца в столбик, у верхушки проводниковой ткани. Регулярность наблюдаемых в этой зоне вздутий ПТ позволяет предположить, что здесь может осуществляться один из этапов ингибирования несовместимых ПТ, а также ПТ с какими-то физиологическими нарушениями при совместимых опылениях. Подобные нарушения роста самонесовместимых ПТ в зоне перехода рыльца в столбик были описаны также для петунии (Herrero, Dickinson, 1980).

Распределение количеств РНК, кислых белков и нерастворимых полисахаридов в цитоплазме ПТ *Nicotiana alata* свидетельствует о повышении концентрации этих веществ в направлении к апикальному концу трубки. Кислые белки интенсивнее выявляются в апикальной зоне ПТ, тогда как основные — в субапикальной, ядерной и зоне вакуолизации. О субапикальном выявлении белков, тирозина и аргинина сообщалось для ПТ *Lilium longiflorum* и *L. regale* (Rosen e. a., 1964). Для этих же видов показана большая концентрация ШИК-положительных веществ и РНК в зоне верхушки ПТ. В ПТ амариллиса и нарцисса (Turian, 1981) отмечено снижение pH гиалоплазмы в апикальной зоне до 5 по сравнению с субапикальной зоной, где pH гиалоплазмы составляло больше 6. Автор допускает, что такое снижение градиента pH может оказаться достаточным для приведения в действие электрохимических сил, которые осуществляют акропетальную миграцию везикул, участвующих в построении стенки ПТ.

Деление генеративных клеток в совместимых ПТ осуществляется к концу первых суток и завершается формированием двух клеток спермиев. В случае самоопыления сформированные спермии наблюдаются, как правило, на вторые сутки. Замедление деления генеративных клеток в последнем случае может быть результатом ингибирующего воздействия столбика на развитие мужского гаметофита в несовместимых ПТ. Деление генеративных клеток в совместимых ПТ осуществляется при нахождении их в верхней трети столбика, т. е. в зоне, где происходит распознавание ПТ. Как было показано нами ранее в опытах in vitro (Шпилевая, Ильченко, 1984), в течение первых суток наблюдается значительное уменьшение количества белка в цитоплазме ПТ за счет включения его в клеточную стенку и секреции в окружающую среду. При исследовании ПТ петунии и томатов в условиях in vitro в течение первых суток было выявлено несколько совпадающих по времени событий: смена фазы роста — от слабой инициации к фазе быстрого роста, что происходило одновременно со сменой питания ПТ от автотрофного к гетеротрофному; начало отложения каллозных пробок и митоз в генеративных клетках (Mulcahy G., Mulcahy D., 1983). Очевидно, что в первые сутки роста ПТ происходит ряд существенных изменений их метаболизма, которые базируются на активном взаимодействии между мужским гаметофитом и спорофитной тканью пестика. Смена питания ПТ предполагает влияние секрета проводниковой ткани пестика на рост ПТ. Одним из проявлений такого воздействия могут быть позднее деление генеративных клеток в несовместимых ПТ и угнетение их роста.

ЛИТЕРАТУРА

Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с. — *Зандриттер В., Кифер Г., Рик В.* Галлоцианин-хромовые квасцы. — В кн.: Введение в количественную цитохимию. М.: Мир, 1969, с. 240—264. — *Ковалева Л. В., Мусатова Н. А., Бритиков Е. А.* Изучение процесса формирования самонесовместимости у петунии с помощью ингибиторов белкового и нуклеинового обмена. — ДАН СССР, 1975, т. 222, № 6, с. 1470—1473. — *Кононский А. И.* Гистохимия. Киев: Выща школа, 1976. 280 с. — *Линскенс Г. Ф.* Реакция торможения при несовместимом опылении и ее преодоление. — Физиол. раст., 1973, т. 20, № 1, с. 192—203. — *Орел Л. И., Мочалова О. В.* Изменение проводниковой ткани столбика у *Rubus idaeus* (*Rosaceae*) в связи с ростом пыльцевых трубок. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 7, с. 876—882. — *Шевченко С. В., Елманова Т. С.* Влияние фенольных соединений на прорастание пыльцевых зерен. — Бюл. Никит. бот. сада, 1981, № 2/45, с. 66—69. — *Шпилевая С. П., Ильченко К. В.* Секреция белков во время роста пыльцевых трубок *Nicotiana alata* Link et Otto in vitro. — ДАН УССР, 1984, сер. Б, № 8, с. 78—80. — *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с. — *Bell. J., Hicks G.* Transmitting tissue in the pistil of tobacco: light and electron microscopic observations. — Planta, 1976, vol. 131, N 2, p. 187—200. — *Cresti M., Went van J. L., Willemse M. T. M.* Ultrastructure of transmitting tissue of *Lycopersicum peruvianum* style: development and histochemistry. — Planta, 1976, vol. 132, N 4, p. 305—312. — *East E. M.* The reaction of the stigmatic tissue against pollen tube growth in selfed self-sterile plants. — Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 1934, vol. 20, N 2, p. 364—368. — *Herrero M., Dickinson H. G.* Pollen-pistil incompatibility in *Petunia* hybrida: changes in the pistil following compatible intraspecific crosses. — J. Cell Sci., 1979, vol. 36, N 1, p. 1—18. — *Herrero M., Dickinson H. G.* Pollen tube growth following compatible and incompatible interspecific pollinations in *Petunia hybrida*. — Planta, 1980, vol. 148, N 3, p. 217—221. — *Heslop-Harrison J.* Incompatibility and the pollen-stigma interaction. — An. Rev. Plant Physiol., 1975, vol. 26, N 4, p. 403—425. — *Heslop-Harrison J.* Genetics and physiology of angiosperm incompatibility systems. — Proc. Roy. Soc. Lond., B., 1978, vol. 202, N 1, p. 73—92. — *Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y.* The pollen-stigma interaction in the grasses. 1. Fine structure and cytochemistry of the stigma of *Hordeum* and *Secale*. — Acta Bot. Neerl., 1980, vol. 29, N 4, p. 261—276. — *Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y.* The pollen-stigma interaction in the grasses. 4. An interpretation of the self-incompatibility respons. — Acta Bot. Neerl., 1982, vol. 31, N 5—6, p. 429—439. — *Jensen W. A.*, *Fisher D. B.* Cotton embryogenesis: The tissues of the stigma style and their relation to the pollen tube.— Planta, 1969, vol. 84, N 2, p. 97—121. — *Kroh M.*, *Miki-Hirosige H.*, *Rosen W.*, *Loewus F.* Incorporation of label into pollen tube walls from myo-inositol-labelled *Lilium longiflorum* pistils. — Plant Physiol., 1970, vol. 45, N 2, p. 92—94. — *Labarca C.*, *Kroh M. Loewus F.* The composition of the stigmatic exudate from *Lilium longiflorum.* Labelling studies with myo-inositol, D-glucose and L-proline. — Plant Physiol., 1970, vol. 46, N 2, p. 150—156. — *Labarca C.*, *Loewus F.* The nutritional role pistil exudate in pollen tube wall formation in *Lilium longiflorum.* 2. Production and utilization of exudate from stigma and stylar canal. — Plant Physiol., 1973, vol. 52, N 1, p. 87—92. — *Labelle L.-L.*, *Briere N.* Staining of nucleare basic proteins without DNA hydrolysis, using heparin and alcian blue. — Acta Histochem., 1971, vol. 41, N 2, p. 338—348. — *Mulcahy G. B.*, *Mulcahy D. L.* A comparison of pollen tube growth in bi- and trinucleate pollen. — In: Pollen: Biology and Implication for Plant Breeding, Proc. Symp. Lake Garda, June 23—26, 1982. N. Y., 1983, p. 29—33. — *Pluijm van der J. E.*, *Linskens H. F.* Die feinstructur der pollenschalanche im griffel von *Petunia.* — Genet. Breed Res., 1966, Bd 36, N 3, S. 220—222. — *Rosen W. G.*, *Gavlik S. R.*, *Dashek W. V.*, *Siegesmunt K. A.* Fine structure and cytochemistry of *Lilium* pollen tubes. — Amer. J. Bot., 1964, vol. 51, N 1, p. 61—71. — *Sassen M. M. A.* The stylar transmitting tissue. — Acta Bot. Neerl., 1974, vol. 23, N 1, p. 99—108. — *Sears E. R.* Cytological phenomena connected with self-sterility in the flowering plants. — Genetics, 1937, vol. 22, N 2, p. 130—181. — *Sedley M.*, *Scholefield P. B.* Stigma secretion in the water mellon before and after pollination. — Bot. Gaz., 1980, vol. 141, N 4, p. 428—434. — *Shivanna K. R.* Recognition and rejection phenomenon during pollen-pistil interaction. — Proc. Ind. Acad. Sci., 1979, vol. 88, N 2, p. 115—141. — *Shivanna K. R.* Pollen-pistil interaction and control of fertilization. — In: Experimental embryology of vascular plants, 1982, p. 131—174. — *Shivanna K. R.*, *Sastri D. C.* Stigma-surface proteins and bud pollination in *Petunia*: a correlative study. — Incompatibility Newslett, 1976, N 7, p. 16—21. — *Shivanna K. R.*, *Sastri D. C.* Stigma-surface proteins and stigma receptivity in some taxa characterized by wet stigma. — An. Bot., 1981, vol. 47, N 1, p. 53—64. — *Tupy J.* Investigation of free amino acids in cross-, self- and nonpollinated pistils of *Nicotiana alata.* — Biol. Plant., 1961, vol. 3, N 1, 47—64. — *Turian G.* Decreasing pH-gradient toward the apex of germinating pollen tubes. — Bot. Helvetica, 1981, vol. 91, N 2, p. 161—167.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 28 II 1985.

УДК 581.331.2 : 582.675

Бот. журн., т. 71, № 6

Е. Л. Храмова

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *COPTIS TRIFOLIA* (*RANUNCULACEAE*)

E. L. KHRAMOVA, POLLEN GRAIN MORPHOLOGY OF *COPTIS TRIFOLIA* (*RANUNCULACEAE*)

Морфологию пыльцевых зерен *Coptis trifolia* из 13 местонахождений изучали при помощи светового и электронных микроскопов. Выявлено внутривидовое разнообразие пыльцевых зерен и установлены 4 их морфологических подтипа. Составлена карта ареала вида.

В опубликованной ранее статье (Храмова, 1985) показано, что пыльцевые зерна рода *Coptis* неоднородны и разделяются на 3 морфологических типа. *Coptis trifolia* Salisb., выделенный в особый тип «trifolia», имеет разнообразные пыльцевые зерна. Он известен ботаникам с давних времен, а поэтому изучен лучше, чем какой-либо другой вид этого рода. В данной работе представлены результаты исследования изменчивости морфологической структуры пыльцевых зерен *C. trifolia* из 13 местонахождений. Изучение морфологии пыльцы в пределах вида представляет большой интерес. Пока таких работ крайне мало.

C. trifolia — насекомоопыляемое, небольшое многолетнее травянистое растение с прикорневыми сложными тройчатыми листьями, с мелкими белыми цветками на длинных цветоносах. Растет в сырых моховых еловых и лиственничных лесах или на болотах. Судя по имеющимся литературным данным, ареал вида еще далеко не ясен. *C. trifolia* распространен в Северной Америке, а также на востоке Азии. На территории СССР ареал вида охватывает север Приморья, Средний и Нижний Амур, Охотию, Камчатку, Командоры, Сахалин, Курилы (Ворошилов, 1966) (см. рисунок). Вид описан из Канады, тип находится в Лондоне.

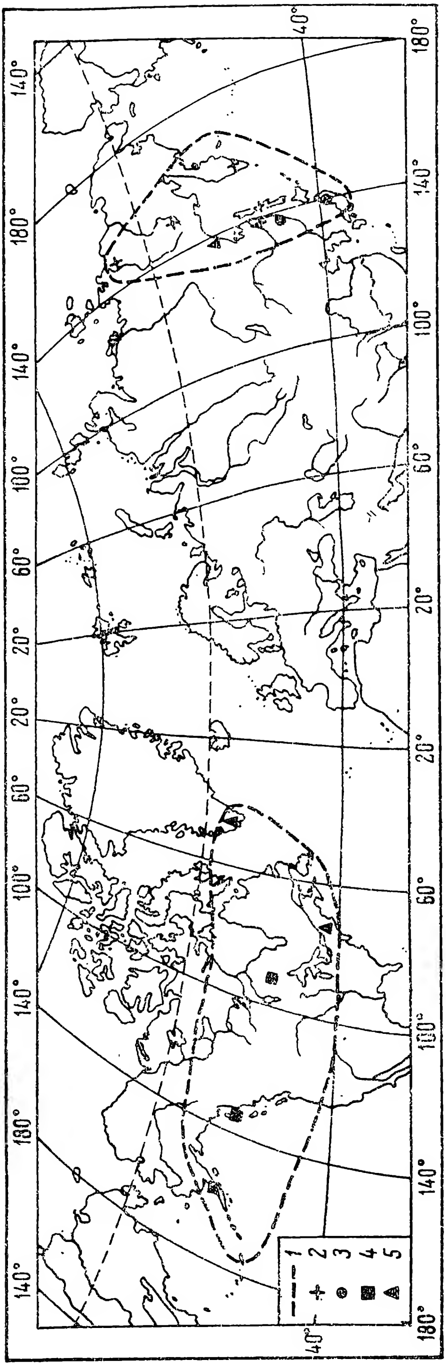
Ранее считалось, что ареал *C. trifolia* представлен тремя вполне изолированными частями в северном полушарии: 1) Южная Гренландия и Лабрадор; 2) Аляска, Восточная Сибирь, Япония, Маньчжурия; 3) Исландия, Норвегия, Центральная Россия (Fernald, 1929). Проанализировав литературные данные, M. Fernald пришел к выводу, что третья часть была выделена ошибочно.

Вопрос о том, растет ли *C. trifolia* в Норвегии, подробно разбирал J. Holmboe (1908). Он дал отрицательный ответ. Поскольку с тех пор могли быть новые сборы и находки, мы обратились к известному норвежскому ботанику K. Fegri, который нам любезно сообщил, что и в настоящее время *C. trifolia* в Норвегии не встречается.

Пыльцевые зерна *C. trifolia* были изучены ранее только при помощи светового микроскопа R. Wodehouse (1936), M. Kumazawa (1937) и M. Ikuse (1956). Среди всех видов рода *C. trifolia* имеет самые мелкие пыльцевые зерна; кроме того, известно, что этот вид обладает самой мелкой пыльцой и из всех видов семейств *Ranunculaceae*, *Lardizabalaceae* и *Berberidaceae* (Kumazawa, 1937).

Пыльцевой материал отбирали в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР из 13 местонахождений, а затем изучали при помощи светового (СМ) и электронных (СЭМ и ТЭМ) микроскопов. Несмотря на относительную монотипность пыльцевых зерен данного вида, удалось выделить среди них 4 морфологических подтипа (см. рисунок). В основу их выделения были положены следующие морфологические признаки пыльцы: диаметр пыльцевых зерен, число и диаметр пор, толщина экзины, скульптура на мембране пор и экзине.

I подтип: скульптура пыльцевых зерен звездчато-шиповатая, шипы конические, с заостренной



Ареал *Coptis trifolia* и распространение морфологических подтипов пыльцевых зерен.

1 — граница ареала вида, *2* — подтип I; *3* — подтип II, *4* — подтип III, *5* — подтип IV.

верхушкой, перфорации многочисленные и хорошо заметные. На мембране пор шипы относительно редко расположенные, с притупленными верхушками и значительно расширенными основаниями (табл. I, *1*, *6*, *7*, *12*).

Исследованные образцы: Чукотка, близ пос. Марково, 1957, Андреев; Камчатка, бассейн р. Паратунки, 1908, Комаров; Японское море, побережье залива Де-Кастри, 1913, Белоусов; о. Сахалин, ю.-в. окр. г. Долинска, 1953, Гижа и Моторина; Колыма, близ пос. Сеймчан, 1957, Андреев.

Примечание. По данным «Арктической флоры СССР» (1971), пос. Марково в северной части бассейна р. Анадырь — самое северное местонахождение *C. trifolia* в СССР.

II подтип: скульптура пыльцевых зерен бугорчатая, с небольшими неровными площадками, шипы наиболее крупные, между ними находятся многочисленные очень мелкие перфорации. Мембраны пор закрыты слившимися крупными шипами (табл. I, *2*, *3*, *9*, *11*; табл. II, *5*, *6*).

Исследованные образцы: Japonia, Nippon, prov. Senano, 1864, Tschonoski; Приморская обл., Императорская (Советская) гавань, 1916, Крылов.

III подтип: скульптура пыльцевых зерен мелкошипиковатая, шипики относительно редко расположенные, с притупленными верхушками и расширенными основаниями, перфорации мелкие, часто расположенные. Шипики на мембране пор крупнее, чем на экзине (табл. I, *4*, *5*, *8*, *10*).

Исследованные образцы: Canada, 1892, Holham; Sitka, 1924, Tchipczinsky; Alaska, 1924, Tchipczinsky.

IV подтип: скульптура пыльцевых зерен крупнобугорчатая, шипы имеют сильно сглаженные верхушки и расширенные основания, напоминают по внешнему виду бугорки, перфорации редкие, почти не заметны. Поры очень слабо выражены (табл. II, *1—5*, *7*).

Исследованные образцы: Prope Ajanin, 1924, Tiling; New York, 1888, Barter; Grenland, 1894, Soiensen.

Примечание. Fernald относил восточные американо-гренландские растения к особому виду — *C. groenlandica* (Oeder) Fern. Но, согласно E. Hultén, разделение *C. trifolia* и *C. groenlandica* едва ли может быть оправдано (Hemmingsen, 1956). Американские растения, отличающиеся от растений из Восточной Азии бо́льшим размером листовок и другими мелкими особенностями, могут быть определены при желании как subsp. *groenlandica* (Oeder) Hult. («The new Britton and Brown», 1952). Количественные признаки пыльцевых зерен *C. trifolia* представлены в таблице.

Структура пыльцевых зерен характеризует вид, так как обычно морфологическое строение пыльцы вида единообразно. Однако в некоторых случаях, как мы только что показали на примере пыльцы *C. trifolia*, структурные особенности могут варьировать. Последнее, возможно, связано с дизъюнктивностью ареала

Количественные признаки пыльцевых зерен *Coptis trifolia*

Подтип	Местонахождение	Диаметр пыльцевых зерен, мкм	Толщина экзины, мкм	Число пор	Диаметр пор, мкм	Деформация, %
I	Чукотка	17.4—19.2	1.7—1.9	10—11	3.1—3.7	17
	Камчатка	17.8—19.0	1.7—1.9	10—11	3.6—3.8	5
	Колыма	17.5—18.9	1.7—2.0	10—11	3.0—3.6	18
	Сахалин	18.4—19.9	1.8—2.0	14—15	3.5—3.7	9
	Побережье залива Де-Кастри	18.7—19.6	2.0—2.3	10—11	3.7—4.0	5
II	Япония	19.0—20.4	1.7—1.9	9—10	3.6—4.1	85
	Советская Гавань	17.8—18.9	1.8—2.0	9—10	3.8—4.1	12
III	Аляска	16.8—18.4	1.7—1.9	11—12	3.0—3.6	52
	Канада	16.6—18.2	1.7—1.9	9—10	2.9—3.2	25
	Ситка	17.2—18.4	1.9—2.2	9—10	3.0—3.1	16
IV	Гренландия	15.5—18.0	1.6—1.9	11—12	2.8—3.1	85
	Аян	18.5—20.9	1.9—2.1	11—12	3.0—3.2	33
	Нью-Йорк	17.6—20.3	1.7—1.9	11—12	2.7—3.1	80

и отдельных популяций, а также с экологическими и биологическими особенностями этого вида.

Автор благодарит Л. А. Куприянову за помощь при написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. Вып. 6. Л.: Наука, 1971. 246 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Храмова Е. Л.* Морфология пыльцевых зерен рода *Coptis* (*Ranunculaceae*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 11, с. 1495—1499. — *Fernald M. Coptis trifolia* and its eastern American representative. — Rhodora, 1929, vol. 31, N 367, p. 136—142. — *Hemmingsen A.* Number and morphology of the nectaria in *Coptis trifolia*. — Bot. Tidsskr., 1956, Bd 53; Hf 1, S. 57—59. — *Holmboe J. Coptis trifolia* Salisb. in Norvegen? — Oesterr. Bot. Zeit., 1908, Bd 58, N 1, S. 35. — *Ikuse M.* Pollen grains of Japan. Tokyo, 1956. 279 p. — *Kumazawa M.* Pollen grain morphology in *Ranunculaceae*, *Lardizabalaceae* and *Berberidaceae*. — J. Jap. Bot., 1937, vol. 8, p. 19—46. — *The new Britton* and Brown. Illustrated flora of the Northeastern United States and adjacent Canada. Lancaster, 1952, vol. 2. 655 p. — *Wodehouse R.* Pollen grains in the identification and classification of plants. VII. The *Ranunculaceae*. — Bul. Tor. Bot. Club, 1936, vol. 63, p. 495—514.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 VII 1985.

УДК 581.824 : 581.526 (571.6)

Бот. журн., т. 71, № 6

С. А. Снежкова

СТРОЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ НЕКОТОРЫХ ЛИАН ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

S. A. SNEZHKOVA. WOOD STRUCTURE IN SOME LIANES OF THE FAR EAST

Приведены краткие описания анатомического строения древесины 10 видов лиан из 8 родов, относящихся к 6 семействам (*Vitaceae*, *Schizandraceae*, *Hydrangeaceae*, *Aristolochiaceae*, *Celastraceae*, *Actinidiaceae*). Отмечены особенности строения, объясняющиеся их жизненной формой и принадлежностью к определенной таксономической группе.

Для флоры южной части Дальнего Востока характерно обилие деревянистых лиан, придающих своеобразный облик хвойно-широколиственным лесам. Д. П. Воробьев (1968) указывает для этой зоны 26 видов лиан. Наиболее широко распространенными деревянистыми лианами являются *Vitis amurensis* Rupr., *Actinidia kolomikta* Maxim., *A. arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq., *Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill. К лианам с ограниченным ареалом относятся *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold et Zucc.) Planch., *Aristolochia manshuriensis* Kom., растущие только на крайнем юге Приморья, а также *Schizophragma hydrangeoides* Siebold et Zucc. — вид, известный только с о. Кунашир; *Celastrus strigillosa* Nakai, *Vitis coignetiae* Pulliat ex Planch., обитающие на южном Сахалине и Курильских островах. У названных выше лиан, а также у *Tripterigium regelli* Sprague et Taceda, произрастающего в дендрарии горно-таежной станции ДВНЦ АН СССР (лиана, обычная для Японии — о. Хоккайдо, КНР и КНДР), изучали анатомическое строение древесины.

Образцы древесины лиан собраны в различных районах Приморского края и Сахалинской обл. Обработку и описание древесины проводили по общепринятым методикам (Яценко-Хмелевский, 1954).

Анатомическое строение древесины лиан неоднократно привлекало внимание исследователей; наиболее полно оно изучено у винограда.

Классической работой в этой области остается монография H. Schenck (1892), посвященная анатомии лиан. Опубликованная около 100 лет назад она до сих пор сохраняет свое значение как наиболее обширный справочник по этому вопросу. К сожалению, за истекшее время специальные монографии о структуре этой интересной формы не были опубликованы. Некоторые сведения можно найти в книге H. Pfeifer (1926), посвященной аномальному вторичному росту у двудольных, поскольку многие лианы характеризуются отклонениями от обычного типа древесины двудольных. Строение древесины интересующих нас растений в отечественной литературе освещено очень скупо. О древесине винограда имеются сведения в работах П. А. Баранова (1946), Т. Г. Бордонос и Д. С. Рудич (1970), лимонника — в работе И. С. Михайловской (1953). Сведения о древесине семейств, к которым относятся исследуемые нами виды, имеются в сводке С. Metcalfe и L. Chalk (1950).

Древесина *Aristolochia manshuriensis* состоит из сосудов, сосудистых и волокнистых трахеид, тяжевой и лучевой паренхимы. Древесина кольцесосудистая, кольцо просветов сосудов однослойное, реже — двуслойное. Просветы сосудов поздней древесины одиночные, парные, реже — в группах по 3—4. Очертания просветов округлые и овальные. Членики сосудов с простыми перфорациями, расположенными чаще на поперечных стенках, у более узких сосудов — на боковых. Поровость между сосудами очередная, поры крупные, многочисленные в сомкнутом и сближенном расположениях. Древесинная паренхима обильная, метатрахеальная, образующая однослойные цепочки из 2—8 клеток, и вазицентрическая. Волокнистые трахеиды тонкостенные, имеют крупные окаймленные поры, расположенные на тангентальных и радиальных стенках в один-два вертикальных ряда. Лучи очень широкие, 10—28-рядные и высокие, образованы клетками перенхимы с неодревесневшими целлюлозными оболочками (сафранином не окрашиваются). На радиальном срезе лучи состоят из лежачих, стоячих и квадратных клеток. Длина лежачих клеток в 1.5 раза превышает высоту, а высота стоячих — в 1.5 раза ширину. Квадратные клетки вкраплены среди лежачих и стоячих или образуют отдельные слои. Поры между клетками лучей и сосудами простые многочисленные.

Древесина *Schizandra chinensis* состоит из сосудов, волокнистых трахеид, тяжевой и лучевой паренхимы. Граница годичных колец хорошо выражена. Древесина рассеянно-сосудистая, просветы видны в толще слоя прироста без определенного рисунка. Переход от ранней древесины к поздней незаметен. Большинство просветов сосудов одиночные, реже — в группах по 2—3, очертания их округлые и овальные. В некоторых сосудах имеются тиллы с тонкими оболочками. Перфорации сосудов находятся на боковых и скошенных поперечных стенках, простые и лестничные с 1—10 перекладинами. Поровость стенок сосудов лестничная, поры расположены в одном вертикальном ряду, реже они округлые свободные. Древесинная паренхима скудная вазицентрическая, чаще по 2—4 клетки возле сосудов, реже в виде почти сплошной обкладки. Волокнистые трахеиды тонкостенные, с крупными обильными окаймленными порами. Лучи гетерогенные, 1—4-рядные; однорядные лучи — 2—12-слойные, многорядные — 8—36-слойные. На радиальном срезе лучи составлены из лежачих, квадратных и стоячих клеток. Длина лежачих клеток в 2—3 раза превышает высоту, а высота стоячих — в 2—3 раза ширину. Стоячие клетки образуют краевые слои, а квадратные вкраплены среди лежачих. Поры между сосудами и клетками лучей крупные.

Древесина *Actinidia arguta* и *A. kolomikta* состоит из сосудов, волокнистых трахеид, тяжевой и лучевой паренхимы. Годичные кольца выражены отчетливо, у актинидии острой граница годичного слоя волнистая. Древесина рассеянно-сосудистая, просветы сосудов просматриваются в толще слоя в беспорядке. Большинство просветов одиночные. Очертания просветов округлые и овальные. Перфорации у сосудов простые, у более узких сосудов лестничные: у *A. arguta* с 2—34 перекладинами, у *A. kolomikta* — с 10—56. У всех сосудов имеются спиральные утолщения. Поровость стенок крупных сосудов очередная; поры крупные округлые, свободные. В узких сосудах поровость лестничная, поры расположены в 1—2 вертикальных ряда. У *A. kolomikta* в некоторых сосудах имеются тиллы. Древесинная паренхима скудная вазицентрическая, метатрахеальная и диффузная. Волокнистые трахеиды тонкостенные у *A. arguta* и толстостенные у *A. kolomikta*. Лучи гетерогенные, 1—6-рядные у *A. arguta* и 1—4-рядные у *A. kolomikta*. Однорядные лучи невысокие, 2—17-слойные, многорядные — 8—85-слойные у *A. arguta* и 10—190-слойные у *A. kolomikta*. На радиальном срезе лучи составлены из лежачих и стоячих клеток. Длина лежачих клеток в 2—7 раз превышает высоту, а высота стоячих — в 2—5 раз превосходит ширину. Поры между сосудами и клетками лучей мелкие, многочисленные.

Древесина *Schizophragma hydrangeoides* состоит из сосудов, волокнистых трахеид, тяжевой и лучевой паренхимы. Граница годичного слоя выражена отчетливо. Древесина рассеянно-сосудистая, просветы в толще слоя прироста разбросаны в беспорядке, в большинстве случаев они одиночные, изредка встречаются парные и в группах по 3. Очертание просветов чаще угловатое. Перфорации сосудов лестничные с 6—10 перекладинами. Поровость стенок сосудов лестничная и супротивная. Древесинная перенхима скудная вазицентрическая. Волокнистые трахеиды с крупными округлыми окаймленными порами. Лучи гетерогенные, 2—4-рядные, один луч аномальный — 11-рядный. Высота лучей от 35 до нескольких сотен клеток. На радиальном срезе лучи состоят из лежачих, стоячих и квадратных клеток. Стоячие и квадратные клетки образуют краевые слои. Длина лежачих клеток в 2—4 раза превышает высоту, высота стоячих — в 2—4 раза ширину. Поры между клетками лучей и сосудами крупные вытянутые простые.

Древесина *Celastrus strigillosa* состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжевой и лучевой паренхимы. Граница годичного слоя отчетливо выражена. Древесина кольцесосудистая, кольцо просветов чаще одно- или двуслойное, реже трехслойное. Просветы поздней древесины одиночные, малочисленные. Очертания просветов округлые. Перфорации сосудов простые, чаще на боковых стенках, у более крупных сосудов и на поперечных. Поровость стенок сосудов очередная, поры крупные свободные, сближенные и сомкнутые. Древесинная паренхима диффузная и скудная вазицентрическая. Волокна либриформа с утолщенными стенками и мелкими простыми порами. Лучи гетерогенные, 1—2-рядные, чаще — 6—9-рядные. Высота однорядных лучей 1—12, многорядных — 6—110 клеток. На радиальном срезе лучи состоят из лежачих, квадратных и стоячих клеток. Стоячие клетки образуют отдельные краевые слои, квадратные расположены вместе с лежачими и стоячими клетками. Длина лежачих клеток в 2—4 раза превышает высоту, а высота стоячих — в 1.5—2 раза ширину. Между клетками лучей и сосудами имеются многочисленные крупные поры.

Древесина *Tripterigium regelli* состоит из сосудов, волокон либриформа, перегородчатых волокон, тяжевой, веретеновидной и лучевой паренхимы. Граница годичных колец хорошо выражена. Древесина кольцесосудистая, кольцо просветов двуслойное. В узких годичных слоях кольцо просветов занимает всю ширину годичного слоя. Просветы в поздней древесине не образуют рисунка, чаще одиночные, реже в группах по 2—3. Очертания большинства просветов округлые. В некоторых сосудах имеются тиллы с тонкими стенками. Перфорации сосудов простые, видны на поперечных, скошенных и боковых стенках. В узких сосудах вместе с порами имеются спиральные утолщения. Поровость между сосудами очередная; крупные поры могут быть свободными, сближенными и сомкнутыми. Древесинная паренхима вазицентрическая (по 2—7 клеток у сосудов) и диффузная. Волокна либриформа с утолщенными стенками и мелкими простыми порами. Лучи гетерогенные, 1—6-рядные; однорядные — 2—12-слойные, многорядные — 8—150-слойные. На радиальном срезе клетки лучей лежачие, квадратные и стоячие. Стоячие клетки образуют отдельные лучи или отдельные краевые слои. Длина лежачих клеток в 1.5—4 раза превышает высоту, а высота стоячих — в 2—3 раза ширину. Поры между клетками лучей и сосудами овальные крупные.

Древесина *Parthenocissus tricuspidata* состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжевой и лучевой паренхимы. Граница годичного кольца хорошо выражена. Древесина рассеянно-сосудистая, большинство просветов в тангентальных цепочках по 2—6, иногда они одиночные. Очертание большинства просветов округлое. В некоторых сосудах имеются тиллы с тонкими оболочками. Перфорации сосудов простые, видны на боковых и поперечных стенках. Поровость стенок сосудов лестничная; поры крупные, вытянутые, реже овальные, располагаются в 1—4 ряда. Древесинная паренхима вазицентрическая, в виде почти сплошной обкладки сосудов. Волокна либриформа толстостенные, с простыми мелкими, довольно обильными порами на радиальных и тенгентальных стенках. Лучи гетерогенные, 4—12-рядные, высотой от 22 до нескольких сотен клеток. На радиальном срезе лучи состоят из лежачих, квадратных и стоячих клеток. Стоячие клетки образуют отдельные слои, квадратные встречаются среди лежачих и стоячих. Длина лежачих клеток в 1.5—2 раза превышает высоту, а высота стоячих — в 1.5 раза ширину. Между клетками лучей и сосудами имеются вытянутые поры — 2—4 по высоте клетки.

Древесина *Vitis amurensis* и *V. coignetiae* состоит из сосудов, сосудистых трахеид, волокон либриформа, тяжевой и лучевой паренхимы. Древесина без определенного рисунка; крупные просветы одиночные, мелкие собраны в группы и радиальные цепочки по 2—10. Очертания просветов округлые и овальные, радиально вытянутые. Перфорации у сосудов простые, находятся на поперечных и боковых стенках. Поровость стенок сосудов лестничная, поры крупные, чаще в одном ряду по всей ширине сосуда. У узких сосудов встречаются спиральные утолщения. Поры сосудистых трахеид лестничные. Сосудистые трахеиды также имеют спиральные утолщения. Древесинная паренхима вазицентрическая, почти полностью окружающая крупные сосуды или группы мелких сосудов. Волокна либриформа толстостенные с простыми мелкими порами. Имеются перегородчатые волокна. Лучи гетерогенные, 2—11-рядные у *V. amurensis* и 6—13-рядные у *V. coignetiae*. В основном все лучи высокие, у *V. amurensis* встречаются и более короткие лучи высотой 29—100 клеток. На радиальном срезе лучи состоят из лежачих, стоячих и квадратных клеток. Длина лежачих клеток в 2—5 раз превышает высоту, высота стоячих — в 2—3 раза ширину. Между клетками лучей и сосудами имеются крупные вытянутые поры. Встречаются сердцевинные повторения.

Исследуемые лианы относятся к различным таксономическим группам, и структура древесины у них разная. Но для большинства их можно отметить некоторые общие черты. Это прежде всего наличие высоких и широких лучей (см. рисунок), которые как бы рассекают вторичную структуру и «создают необходимую гибкость стебля» (Яценко-Хмелевский, 1954 : 83). Наиболее высокие лучи отмечены у *V. amurensis*, *V. coignetiae* и *Parthenocissus tricuspidata*, высота их составляет несколько сотен клеток. Такая высота лучей сочетается с большой шириной: у видов *Vitis* они 2—14-рядные, у *Parthenocissus tricuspidata* — 4—12-рядные. Довольно высокие и широкие лучи имеются у *Celastrus strigillosa* и *Tripterigium regelli*. У некоторых видов значительная высота лучей сочетается с незначительной шириной (*Schizophragma hydrangeoides*, *Actinidia kolomikta*). Невысокие и неширокие лучи отмечены только для *Schizandra chinensis* и *Actinidia arguta*. Хорошо различимы по строению лучей два вида *Actinidia*: более высокие, но узкие лучи отмечены у *A. kolomikta*. У *Aristolochia manshuriensis* лучи иного строения, чем у остальных видов: они образованы типичной паренхимой с неодревесневшими целлюлозными оболочками, что отмечала ранее К. Эзау (1980). Несмотря на такое разнообразие в ширине и высоте лучей, они у всех видов гетерогенные, что, как и у кустарников, можно объяснить небольшим диаметром стебля.

Для многих видов лиан характерно наличие крупных просветов сосудов (100—225 мкм), лишь у некоторых (*Actinidia kolomikta*, *Schizandra chinensis*, *Schizophragma hydrangeoides*) тангентальные диаметры сосудов меньше 60—170 мкм (см. рисунок). Поровость сосудов у большинства видов лестничная, что является диагностическим признаком семейств *Vitaceae*, *Schizandraceae*, *Hydrangeaceae*, у остальных видов (из 3 других семейств — *Aristolochiaceae*, *Celastraceae*, *Actinidaceae*) поровость очередная и супротивная. Перфорации сосудов различны: или только лестничные (*Schizophragma hydrangeoides*), или простые и лестничные (виды рода *Actinidia*, *Schizandra chinensis*), или только простые — у остальных видов. Древесинная паренхима у всех видов вазицентрическая, иногда сочетающаяся с диффузной и метатрахеальной.

Не отмечено признаков, характеризующих древесину лиан лазящего типа (*Schizophragma hydrangeoides*, виды рода *Vitis*, *Celastrus strigillosa*, *Parthenocissus tricuspidata*) и вьющихся (*Aristolochia manshuriensis*, *Schizandra chinensis*, виды рода *Actinidia*, *Tripterigium regelli*).

По признакам строения наиболее примитивной является древесина *Schizophragma hydrangeoides* (сем. *Hydrangeaceae*). Этим объясняется, вероятно, то,

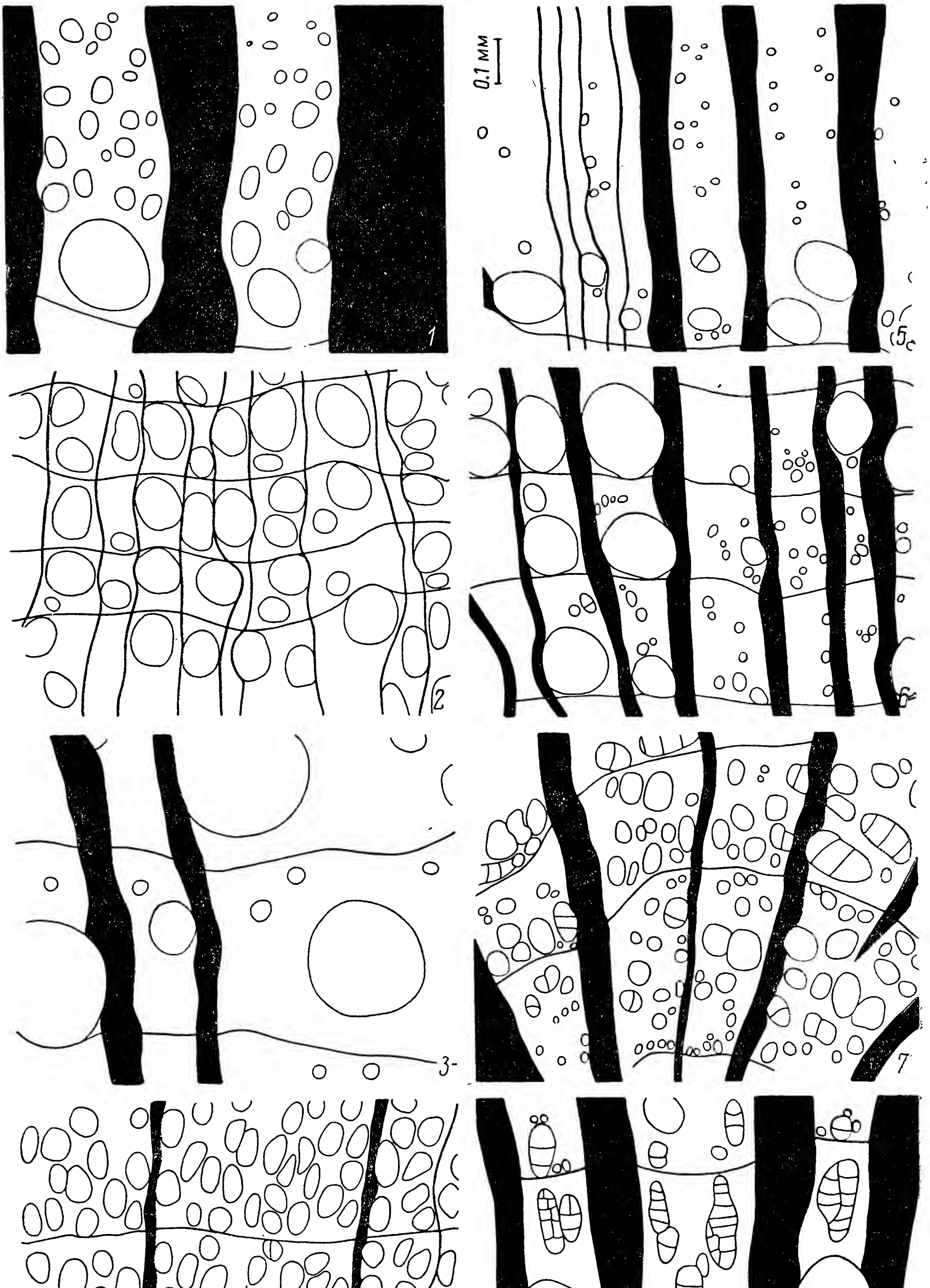


Схема расположения сосудов и лучей на поперечном срезе древесины.

1 — Aristolochia manshuriensis, *2* — Schizandra chinensis, *3* — Actinidia arguta, *4* — Schizophragma hydrangeoides, *5* — Celastrus strigillosa, *6* — Tripterigium regelli, *7* — Parthenocissus tricuspidata, *8* — Vitis amurensis.

что эта лиана обитает в СССР только на Курильских островах, т. е. в районе с повышенной влажностью, где она занимает даже открытые местообитания. Наиболее совершенна по строению древесина *Celastrus strigillosa* и *Tripterigium regelli* (сем. *Celastraceae*), видов родов *Vitis* и *Parthenocissus* (сем. *Vitaceae*), причем в древесине *Vitis* и *Parthenocissus tricuspidata* сочетаются признаки разных эволюционных уровней: простые перфорации сосудов, вазицентрическая паренхима, волокна либриформа и вместе с тем — лестничная поровость сосудов.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов П. А. Строение виноградной лозы. — В кн.: Ампелография СССР. М.: Пищепромиздат, 1946, т. 1, с. 217—346. — *Бордонос Т. Г.*, *Рудич Д. С.* Судебно-биологическая экспертиза мелких частиц древесины. Киев: Ред.-изд. отдел МВД УССР, 1970. 84 с. — *Воробьев Д. П.* Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 275 с. — *Михайловская И. С.* Особенности приспособительной эволюции лимонника китайского. — Учен. зап. МПИ им. Ленина, 1953, т. 73, вып. 2, с. 3—72. — *Эзау К.* Анатомия семенных растений. М.; Л.: Мир, 1980, т. 2. 558 с. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с. — *Metcalfe C. R.*, *Chalk L.* Anatomy of the Dicotyledons. — Oxford: Clarendon Press, 1950, vol. 1—2. 1500 p. — *Pfeifer H.* Das abnorme Dickenwachtum. — In: *K. Linsbauer.* Handbuch der Pflanzenanatomie, 1926, Bd 9, Lieb, S. 15. — *Schenck H.* Beitrage zur Biologie und Anatomie der Lianen. Vena, 1892, Bd 2. 2719 S.

Дальневосточный государственный университет,
Владивосток.

Получено 3 II 1984.

УДК 581.9 (470.57)

Бот. журн., т. 71, № 6

К. М. Рудаков, Б. М. Миркин

ГРАДИЕНТНЫЙ АНАЛИЗ СЕГЕТАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БАШКИРСКОГО ЗАУРАЛЬЯ

K. M. RUDAKOV, B. M. MIRKIN. GRADIENT ANALYSIS OF SEGETAL VEGETATION OF BASHKIRIAN ZAURALYE

Изучали влияние на сегетальную растительность двух комплексных градиентов — эдафоклиматического (ЭКГ) и агроценотического (АЦГ). Градиентный анализ на уровне видов и их групп (семейства и жизненные формы) показал, что семейства более дифференцированы по отношению к ЭКГ, жизненные формы — к АЦГ. Распределение видов и их групп по одному градиенту зависит от положения на другом градиенте.

Градиентный анализ в настоящее время является одним из самых простых, надежных и популярных методов изучения влияния различных факторов на распределение отдельных видов и целых сообществ (Миркин, Наумова, 1983). Этот метод с равным успехом может быть использован также при анализе на уровне групп видов (систематических, морфологических и др.). В настоящем сообщении приводятся результаты использования анализа распределения сегетальной растительности по двум комплексным градиентам — агроценотическому, объединяющему связанные обратной зависимостью факторы обработки почвы и ценотического эффекта культурного растения, и эдафоклиматическому.

Природные условия района исследования

Обследованный район должен рассматриваться как широтный топоклин (Миркин, Розенберг, 1983), протянувшийся с юга на север на 300 км. Вдоль топоклина с юга на север естественная растительность изменяется от разнотравно-дерновинно-злаковых степей со *Stipa lessingiana* до разнотравно-луговой степи. Среднегодовое количество осадков возрастает с 304 до 459 мм (за период активной вегетации от 150 до 300 мм), гидротермический коэффициент — с 0.8 до 1.4. Сумма температур за период с температурой выше 10° уменьшается с 2000—1800 до 1800—1500°. Почвы с юга на север сменяются в следующем порядке: южные, обыкновенные, типичные, выщелоченные черноземы, темно-серые лесные почвы. На границе с горно-лесной зоной появляются серые лесные почвы.

Методика исследования

В основу обработки были положены геоботанические описания полей, выполненные в 1981—1982 гг. на всем протяжении Башкирского Зауралья. В 18 хозяйствах, достаточно полно представляющих гамму смены сегетальной растительности с севера на юг, было осуществлено практически сплошное обследование полей на учетных площадках 100 м^2. Распределение выполненных описаний по классам широтного эдафоклиматического градиента (ЭКГ) и культурам, которые формируют второй — агроценотический градиент (АЦГ), показано в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Распределение описаний по классам комплексных градиентов

Классы ЭКГ	Классы АЦГ					
	пары	пропашные	яровые	озимая рожь	многолетние травы 2—5 годов пользования	итого
Южные и обыкновенные черноземы	32	81	172	44	44	373
Типичные и выщелоченные черноземы	48	52	208	58	29	395
Темно-серые и серые лесные почвы	18	104	207	106	35	470
Итого . . .	98	237	587	208	108	1238

При камеральной обработке был использован прямой градиентный анализ, причем если ранее были опубликованы результаты статистического (дисперсионного) анализа (Рудаков и др., 1982), то предлагаемая работа проведена на качественном уровне, который, как показывает опыт, в ряде случаев вполне достаточен, так как хорошо выявляет тенденции распределения растительности (Миркин, Наумова, 1983). Использован визуально-графический метод показа закономерностей изменения общих параметров сегетальной растительности (числа видов на пробной площадке; проективного покрытия сегетальных видов; числа видов, встреченных в каждом классе градиента), степени участия жизненных форм (отношения числа видов группы к общему числу видов на пробной площадке), представленности жизненных форм и наиболее крупных семейств (отношения числа видов группы на пробной площадке в конкретном классе градиента к максимальному значению этого показателя) и постоянства отдельных видов.

Поскольку четыре первых класса АЦГ (от пара до озимой ржи) представляют ступени последовательного ряда изменений двух связанных обратной зависимостью факторов (ценотический эффект культурного растения тем выше, чем меньше обработка почвы), а пятый (многолетние травы) характеризуется действием группы дополнительных факторов — уплотнения почвы, ее задернованности и т. д., на всех рисунках класс многолетних трав изображен на некотором расстоянии от прочих. Не располагая массовым материалом для анализа комплексного градиента сукцессионного времени, мы рассматривали все описания многолетних трав как одну совокупность, однако данные Л. М. Абрамовой и В. В. Туганаева (1982) показывают, что посевы трав разного возраста могут существенно и статистически достоверно различаться по составу засоряющих их видов.

Для более полной характеристики объекта авторы сочли целесообразным включить в статью также раздел, посвященный характеристике сегетальной флоры района.

Общая характеристика флоры

Всего в описаниях зарегистрированы 170 видов, принадлежащих к 33 семействам. Из табл. 2 явствует, что сегетальная флора Башкирского Зауралья значительно отличается от общей флоры этого района. В сегетальной флоре повышается значимость семейств с большим числом однолетних видов (табл. 3): *Chenopodiaceae*, *Brassicaceae*, *Boraginaceae*.[1] Из табл. 3 видно также, что в сегетальной флоре увеличивается доля однолетних видов в пределах отдельных семейств. Указанные закономерности объясняются высокой устойчивостью однолетних видов к обработке почвы (Туганаев, 1984). Высокая представленность семейств с большим числом однолетников характерна и для областей с другими климатическими условиями, например для Белорусской ССР (Шлякова, 1972).

ТАБЛИЦА 2

Число видов основных семейств в сегетальной и общей флоре Башкирского Зауралья (процент от общего числа видов флоры)

Сегетальная флора			Общая флора		
семейство	абсолютное число видов	процент	семейство	абсолютное число видов	процент
Asteraceae	27	15.9	*Asteraceae*	168	15.2
Brassicaceae	18	10.6	*Poaceae*	100	8.1
Fabaceae	17	10.0	*Fabaceae*	74	6.7
Poaceae	14	8.2	*Scrophulariaceae*	68	6.0
Lamiaceae	14	6.5	*Brassicaceae*	62	5.6
Caryophyllaceae	10	5.9	*Caryophyllaceae*	54	4.9
Rosaceae	10	5.9	*Lamiaceae*	54	4.9
Chenopodiaceae	8	4.7	*Cyperaceae*	48	4.3
Boraginaceae	7	4.1	*Chenopodiaceae*	45	4.1
Apiaceae	7	4.1	*Rosaceae*	44	3.9

Примечание. Сведения о флоре Башкирской АССР даются по «Определителю растений Башкирской АССР» (1966).

На полях района встречены 77 % автохоров, 9 % зоохоров и 12 % анемохоров, причем свыше половины последних способны дополнительно активно размножаться вегетативно (*Sonchus arvensis*, *Cirsium setosum* и др.). Различия в представленности перечисленных групп видов во многом обусловлены процессом формирования банка семян, являющегося важным приспособлением к обработке почвы (Работнов, 1983).

Жизненные формы растений выделяли по несколько измененной системе Раункиера: к терофитам относили однолетние виды, зимующие на стадии семян; к факультативным терофитам — однолетники, зимующие на стадии семян, но способные переживать зиму и после прорастания; к гемитерофитам — двулетники, цветущие только на второй год жизни; к гемикриптофитам — многолетники с почкой возобновления, находящейся на поверхности почвы; к хамефитам — многолетники с почкой возобновления, расположенной не выше 10 см над поверхностью почвы; к геофитам — многолетники, почки возобновления которых находятся в почве на корнях и корневищах.

ТАБЛИЦА 3

Процент однолетних видов в составе семейств сегетальной и общей флоры Башкирского Зауралья

Семейство	В сегетальной флоре	В общей флоре
Chenopodiaceae	100	82
Brassicaceae	83	50
Boraginaceae	57	17
Caryophyllaceae	50	20
Lamiaceae	45	9
Poaceae	25	10
Asteraceae	22	16
Fabaceae	18	7
Apiaceae	14	2
Rosaceae	0	5

На полях района встречены 71 гемикриптофит, 37 терофитов, 33 факультативных терофита, 14 гемитерофитов, 13 геофитов, 2 хамефита. Однако соотношение числа видов по жизненным формам отражает не только их приспособленность к условиям пашенных сообществ. Так, число гемикриптофитов обусловлено в первую очередь положением поля и возможностью их заноса из естественных растительных сообществ.

---

[1] Названия семейств и видов даны по книге С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР» (1981).

Семейства сегетальной флоры значительно различаются по соотношению числа видов, относящихся к различным жизненным формам (табл. 4) (в сем. *Chenopodiaceae* преобладают терофиты, в сем. *Rosaceae* — гемикриптофиты и т. д.). Разнообразие жизненных форм в пределах большинства семейств показывает, что системы жизненных форм и систематических категорий в большей или меньшей степени независимы и скорее дополняют, чем заменяют, друг друга.

ТАБЛИЦА 4

Спектр основных семейств сегетальной растительности по составу жизненных форм

Семейства	Число видов, %					
	терофиты	факультативные терофиты	гемитерофиты	гемикриптофиты	хамефиты	геофиты
Chenopodiaceae	100	—	—	—	—	—
Brassicaceae	33	50	17	—	—	—
Caryophyllaceae	20	30	—	50	—	—
Apiaceae	14	—	57	29	—	—
Boraginaceae	14	43	14	29	—	—
Fabaceae	6	18	12	65	—	—
Rosaceae	—	10	—	80	10	—
Poaceae	29	—	7	50	—	14
Lamiaceae	27	18	—	27	9	18
Asteraceae	4	19	11	52	—	15

Градиентный анализ общих параметров сегетальной растительности

На рис. 1 показано изменение общих параметров сегетальной растительности. Нетрудно видеть, что все три выбранных параметра (общее число видов в классе градиента, видовая насыщенность и проективное покрытие сегетальных растений) меняются более или менее сходно. Их значения возрастают с юга на север, а также вдоль АЦГ в направлении от паров к многолетним травам. Первое обусловлено более благоприятными климатическими условиями на севере района, второе — тем, что в целом система обработки почвы более эффективно контролирует сегетальную растительность, чем ценотическое влияние культурного доминанта. В то же время в южной части района засоренность озимой ржи, как видно из оценок проективного покрытия и видовой насыщенности, резко снижается, что объясняется совокупным влиянием фактора ценотического эффекта культурного растения и неблагоприятных климатических условий. На севере в лучших условиях увлажнения культурное растение не может столь активно подавлять развитие сорных компонентов.

Анализ закономерностей распределения сегетальной растительности на уровне жизненных форм

Степень участия жизненных форм в классах градиентов значительно варьирует (рис. 2). Терофиты составляют значительную долю видов на полях пропашных и яровых на протяжении всего ЭКГ, а на севере они занимают преобладающее положение также в озимой ржи и на парах. Степень участия геофитов выше на юге, где они сравнительно часто встречаются во всех культурах, особенно на парах. В целом на юге число геофитов в описаниях невелико (2—4 вида), но их доля увеличивается за счет снижения на юге района общей видовой насыщенности (см. рис. 1). Степень участия гемикриптофитов существенна только в посевах многолетних трав, особенно на севере района. В других культурах в связи с неустойчивостью к обработке почвы их доля незначительна. Закономерности изменения степени участия гемитерофитов и факультативных терофитов установить не удалось вследствие невысоких ее значений во всех

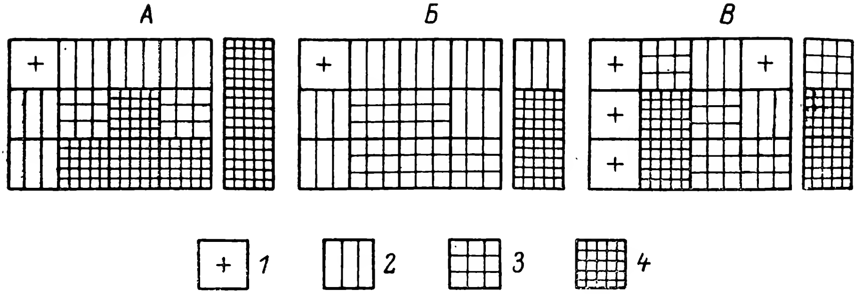


Рис. 1. Изменение общих параметров сегетальной синузии.

Здесь и на рис. 2—5 система координат классов ЭКГ и АЦГ повторяет табл. 1. *А* — число видов в классе, *Б* — среднее число видов на пробной площадке, *В* — проективное покрытие сегетальной синузии. *1* — общее число видов $\leqslant 28$, число видов на пробной площадке $\leqslant 6$, проективное покрытие сегетальной синузии $\leqslant 5\%$; *2* — соответственно 29—56, 7—11 и 6—15; *3* — 57—74, 12—17 и 16—25; *4* — $\geqslant 75$, $\geqslant 18$, >25.

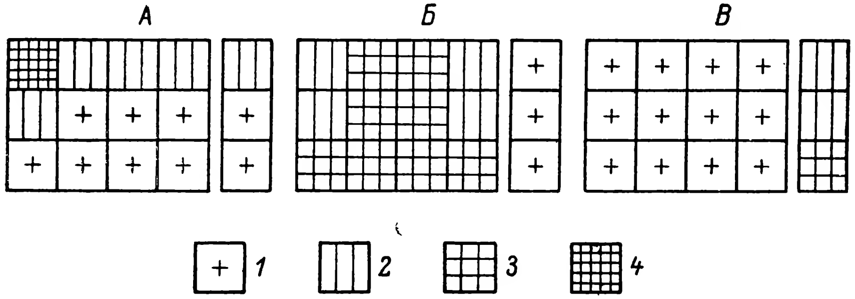


Рис. 2. Изменение участия жизненных форм.

А — геофиты, *Б* — терофиты, *В* — гемикриптофиты. Здесь и на рис. 3 и 5: *1* — $\leqslant 25$ %, *2* — 26—50, *3* — 51—75, *4* — $\geqslant 76$ %.

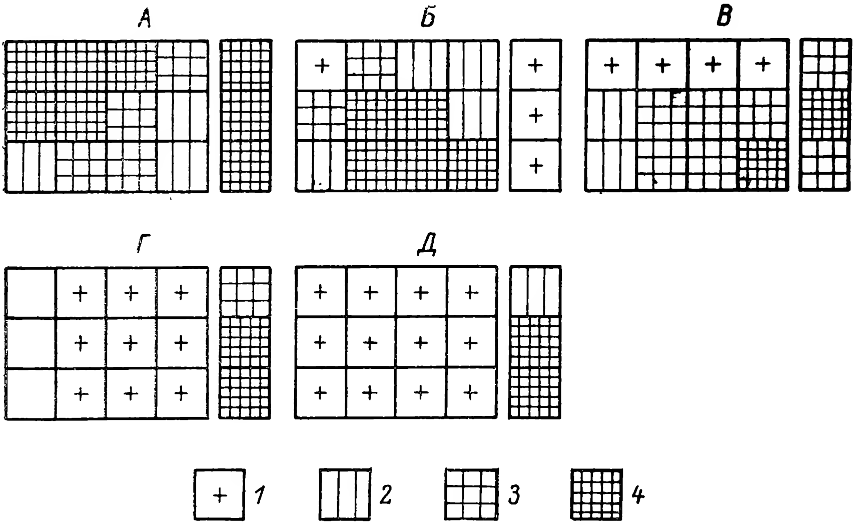


Рис. 3. Изменение представленности жизненных форм.

А — геофиты, *Б* — терофиты, *В* — факультативные терофиты, *Г* — гемитерофиты, *Д* — гемикриптофиты.

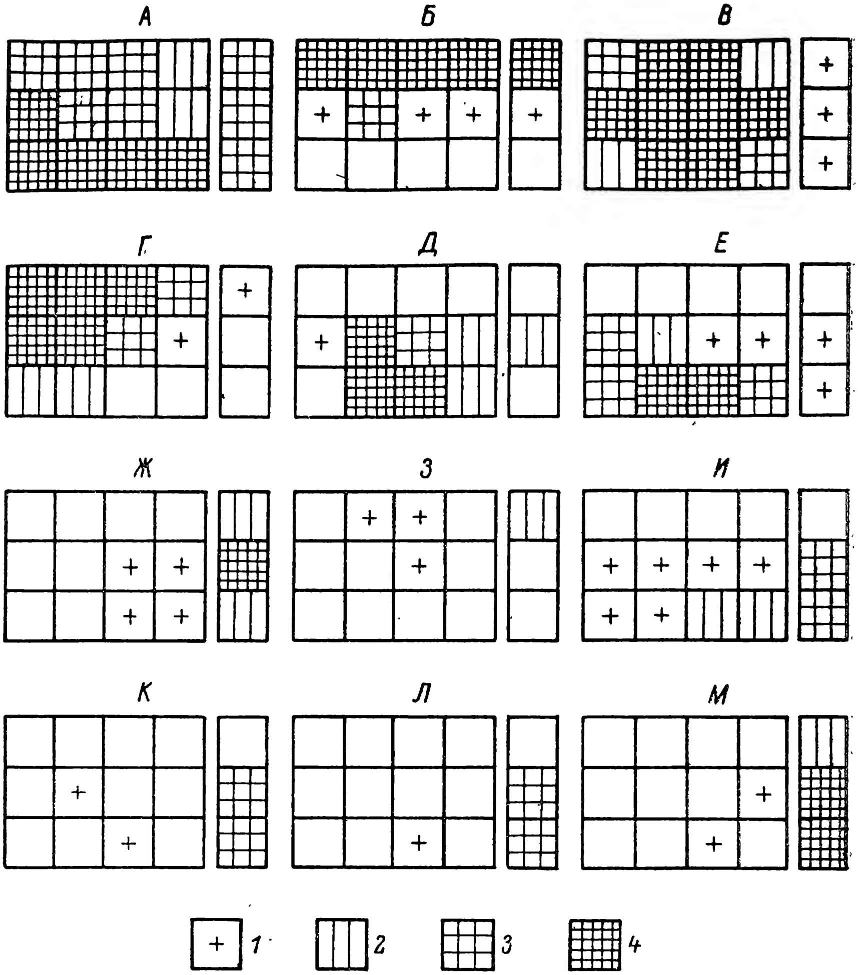


Рис. 4. Изменение постоянства некоторых сегетальных видов.

А — *Cirsium setosum*, Б — *Lactuca tatarica*, В — *Avena fatua*, Г — *Setaria viridis*, Д — *Neslia paniculata*, Е — *Galeopsis bifida*, Ж — *Berteroa incana*, З — *Erucastrum armoracioides*, И — *Oberna behen*, К — *Potentilla impolita*, Л — *Vicia cracca*, М — *Achillea millefolium*. 1 — ⩽ 0.25, 2 — 0.26—0.5, 3 — 0.51—0.75, 4 — ⩾ 0.76.

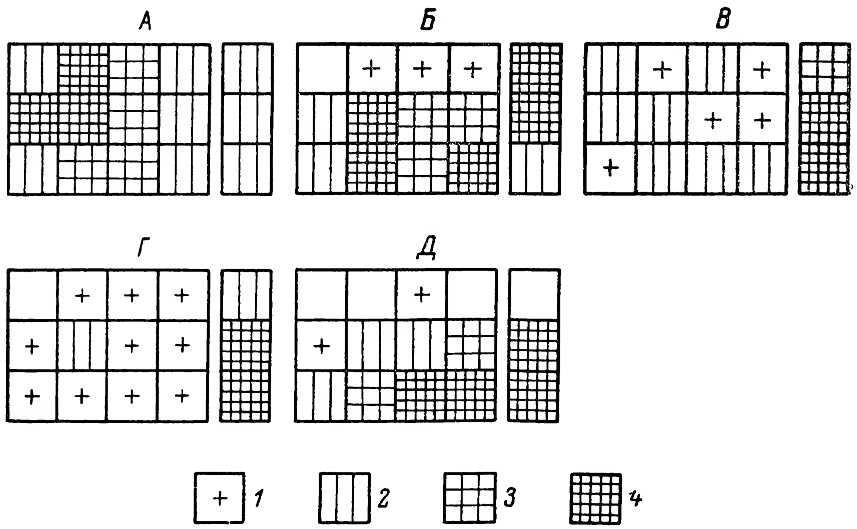


Рис. 5. Изменение представленности наиболее крупных семейств.

А — *Poaceae*, Б — *Brassicaceae*, В — *Asteraceae*, Г — *Fabaceae*, Д — *Caryophyllaceae*.

классах градиента. Распределение хамефитов не анализируется вследствие незначительного их количества (всего 2 вида).

Анализ изменения представленности жизненных форм (рис. 3) имеет более высокую разрешающую способность изучения закономерностей распределения сегетальной растительности по сравнению с анализом степени участия. Все жизненные формы, как явствует из рис. 3, за исключением геофитов, снижают представленность при продвижении к югу, причем наиболее ярко это выражено для гемикриптофитов, меньше — для гемитерофитов, факультативных терофитов и незначительно для терофитов. Геофиты, как и гемикриптофиты, объединяющие многолетние виды, устойчивы к засушливым климатическим условиям южной части района, что объясняется наличием у геофитов мощной корневой системы, обеспечивающей растение влагой даже в условиях крайнего ее дефицита. В целом указанные закономерности согласуются с утверждением о приспособительном значении короткого жизненного цикла и геофилии к экстремальным засушливым климатическим условиям (Голубев, 1965; Даддингтон, 1972).

Гемикриптофиты и гемитерофиты представлены в основном только в посевах многолетних трав, в других культурах они встречаются редко вследствие неустойчивости к обработке почвы. Терофиты и факультативные терофиты сравнительно устойчивы к обработке в основном благодаря тому, что успевают дать плоды в период между двумя обработками почвы. Геофиты наиболее устойчивы к обработке, что определяется способностью большинства из них к активному вегетативному возобновлению и размножению и тем, что почки возобновления у них находятся глубоко в почве и потому не повреждаются при неглубокой обработке. Все жизненные формы имеют значительную представленность в посевах многолетних трав или в посевах озимой ржи, что говорит о высокой устойчивости большинства видов к ценотическому эффекту культурного растения. Характерно, что терофиты редко встречаются в посевах многолетних трав. Это связано с тем, что они не выдерживают задернения. Группа геофитов достаточно полно представлена в посевах многолетних трав и яровых, но не играет существенной роли в южной части градиента в посевах озимой ржи. Этот разрыв в распределении связан, вероятно, с уже отмеченной нелинейностью изменений условий АЦГ при переходе от класса «озимые» к классу «многолетние травы». Гемитерофиты и гемикриптофиты редко встречаются в посевах озимой ржи вследствие неустойчивости к обработке почвы. Указанные закономерности в распределении жизненных форм по АЦГ отмечены ранее для областей с различными климатическими условиями (Шлякова, 1978, 1979, и др.).

На рис. 4 приведены примеры изменения постоянства видов, относящихся к разным жизненным формам геофитов (*Cirsium setosum*, *Lactuca tatarica*), терофитов (*Avena fatua*, *Setaria viridis*, *Neslia paniculata*, *Galeopsis bifida*), факультативных терофитов (*Berteroa incana*), гемитерофитов (*Erucastrum armoracioides*), гемикриптофитов (*Oberna behen*, *Potentilla impolita*, *Vicia cracca*, *Achillea millefolium*).

Очевидно, что распределение каждого вида в осях градиентов индивидуально, но в целом соответствует закономерностям распределения жизненных форм, к которым они относятся.

Анализ закономерностей распределения сегетальной растительности на уровне семейств

Вследствие незначительного числа видов в пределах семейств анализ их участия затруднен, поэтому мы анализировали только представленность семейств.

Как видно из рис. 5, большинство семейств, за исключением *Poaceae*, тяготеет к северу. Положение семейств на ЭКГ определяется во многом соотношением жизненных форм. Так, сем. *Poaceae* имеет значительную представленность на юге района за счет входящих в его состав терофитов *Avena fatua*, *Setaria viridis* и др. (см. рис. 4), сем. *Asteraceae* — за счет геофитов *Lactuca tatarica*, *Cirsium setosum* и др. Но в то же время наблюдается более четкое по сравнению с жизненными формами распределение семейств по ЭКГ. Это объясняется тем, что наряду с биоморфологическими особенностями приспособленность видов к эдафоклиматическим условиям определяется рядом других признаков, наличие которых в пределах семейств обеспечивается общностью происхождения. Зависимость распределения семейств от климата была отмечена еще в 1817 г. А. Гумбольдтом. В наше время ряд авторов также отмечают различие в распределении семейств по ЭКГ для естественной растительности (Moral, Denton, 1977; Габбасов, Наумова, 1979; Наумова, Гареева, 1979; Наумова и др., 1983).

Положение семейств на агроценотическом градиенте определяется в основном соотношением в них видов различных жизненных форм: *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Lamiaceae* представлены значительно на пропашных и парах за счет входящих в их состав терофитов (*Avena fatua*, *Setaria viridis*, *Neslia paniculata*, *Galeopsis bifida* и др.), *Fabaceae*, *Poaceae*, *Caryophyllaceae* представлены значительно в многолетних травах за счет входящих в их состав гемикриптофитов (*Vicia cracca*, *Potentilla impolita*, *Oberna behen* и др.).

В целом можно сделать вывод, что принадлежность вида к той или иной жизненной форме характеризует его положение на АЦГ лучше, чем его систематическое положение. Следует лишь учитывать, что во многом закономерности влияния АЦГ на постоянство отдельных видов и на целые группы растений являются «флуктуационными», поскольку банк семян и вегетативных зачатков сохраняется постоянным на всех фазах ротации севооборота и в период описания; таким образом, подобно ситуации при разовом описании лугового сообщества, фиксируется лишь одна из его флуктуационных фаз.

Подчеркнем еще раз, что 2 изученных комплексных градиента влияют на состав сегетальной растительности во взаимодействии, и потому выявленные закономерности могут служить основой для системы борьбы с сорными растениями, в частности для обоснования частоты использования гербицидов, которую желательно свести к минимуму.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. М., *Туганаев В. В.* Опыт дисперсионного анализа эдафического и ценотического факторов засорения посевов многолетних трав. — В кн.: Статистический анализ и математическое моделирование фитоценотических систем. Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, 1982, с. 110—116. — *Габбасов К. К.*, *Наумова Л. Г.* Опыт градиентного анализа флористической композиции степей и суходольных лугов Башкирского Предуралья и Урала на уровне семейств. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 10, с. 1486—1489. — *Голубев В. Н.* Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 287 с. — *Даддингтон К.* Эволюционная ботаника. М.: Мир, 1972. 307 с. — *Миркин Б. М.*, *Наумова Л. Г.* Градиентный анализ растительности. — Усп. совр. биол., 1983, вып. 2, с. 304—318. — *Миркин Б. М.*, *Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с. — *Наумова Л. Г.*, *Гареева Л. М.* Использование количественных методов при изучении флористической композиции синтаксонов растительности на уровне семейств. — Биол. науки, 1979, т. 64, № 12, с. 74—79. — *Наумова Л. Г.*, *Міркін Б. М.*, *Розенберг Г. С.* Дослідження екологіі родин квіткових ординаційними методами. — Укр. бот. журн., 1983, т. 40, № 1, с. 17—20. — *Определитель* растений Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1966. 495 с. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с. — *Рудаков К. М.*, *Петров С. С.*, *Бахтина О. Н.* Опыт статистического эколого-ценотического анализа сегетальной растительности степного Зауралья Башкирской АССР. — В кн.: Статистический анализ и математическое моделирование фитоценотических систем. Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, 1982, с. 102—109. — *Туганаев В. В.* Агрофитоценозы современного земледелия и их история. М.: Наука, 1984. 87 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шлякова Е. В.* Сегетальная сорная флора Белоруссии. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 8, с. 700—705. — *Шлякова Е. В.* Сорные растения посевов Смоленской области. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 8, с. 1672—1678. — *Шлякова Е. В.* Экологобиологический спектр сорно-полевой флоры Костромской области. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 1, с. 75—80. — *Moral E. R.*, *Denton M. F.* Analysis and classification of vegetation based on family composition. — Vegetatio, 1977, vol. 34, N 3, p. 155—165.

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 9 VI 1983.

УДК 581.9 : 581.526.3 (265) Бот. журн., т. 71, № 6

И. С. Гусарова, Б. И. Семкин

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОР МАКРОФИТОВ НЕКОТОРЫХ РАЙОНОВ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ТЕОРЕТИКО-ГРАФОВЫХ МЕТОДОВ

I. S. GUSAROVA, B. I. SEMKIN. COMPARATIVE ANALYSIS OF MACROPHYTE FLORAS FROM SOME REGIONS OF THE NORTHERN PACIFIC USING GRAPH THEORETICAL METHODS

Проведен сравнительный анализ степени общности видового состава макрофитов 15 районов северной части Тихого океана. Степень общности флор определялась с помощью меры сходства Серенсена—Чекановского, отношения целого—части с помощью мер включения. Результаты сравнительного анализа представлены в виде дендрограммы и ориентированного и неориентированного графов.

Анализируется список макрофитов всех зон обитания 15 районов северной части Тихого океана, составленный одним из авторов (И. С. Гусаровой): островов Малой Курильской гряды (1), о. Кунашир (2), охотоморского (3) и тихоокеанского (4) побережий о. Итуруп, островов Уруп (5), Симушир (6), островов к северу от о. Симушир (7), о. Парамушир (8), юго-восточной Камчатки (9), западного побережья Берингова моря (10), Командорских островов (11), северо-восточного Сахалина до залива Терпения (12), материкового побережья Охотского моря и Шантарских островов (13), Алеутских островов (14) и беринговоморского и тихоокеанского побережий штата Аляска (15). О. Итуруп разделили на 2 района, так как флоры водорослей тихоокеанского и охотоморского побережий различаются по видовому составу.

Список видов макрофитов составлен по сводным работам M. Nagai (1940, 1941), E. Dawson (1961), M. Wynne (1970, 1971), V. Krishnamurthy (1972), И. С. Гусаровой (1975), P. Lebednik (1976), M. Hawkers с соавторами (1978), К. Л. Виноградовой с соавторами (1978), Виноградовой (1979), А. Д. Зиновой с соавторами (1980), Л. П. Перестенко (1980, 1982, 1983) и дополнен сведениями из многочисленных статей советских и иностранных авторов.[1]

Во флоре северной части Тихого океана зарегистрировано 486 видов макрофитов (72 — *Chlorophyta*, 140 — *Phaeophyta*, 274 — *Rhodophyta*, 4 — *Angiospermae*).

Флора северной части Тихого океана изучена неравномерно: ограничены сведения о видовом составе макрофитов некоторых районов Охотского и Берингова морей, мало данных о видах предельных глубин обитания, поэтому мы вынуждены анализировать флору районов как равно-, так и разновеликих по числу видов. Для объективизации сравнительного анализа флор мы используем теоретико-графовые методы, впервые примененные Б. А. Юрцевым и Б. И. Семкиным (1980) при исследовании наземных конкретных и парциальных флор и подробно описанные в работах методического характера (Семкин, Комарова, 1980; Семкин, Куликова, 1981). Эти методы позволяют устанавливать отношения, симметричные для равновеликих и несимметричные для существенно разновеликих по числу видов флор, а также наглядно изображать эти отношения в виде неориентированных и ориентированных графов.

На основании математической обработки на ЭВМ списков видов макрофитов 15 районов северной части Тихого океана рассчитаны матрицы абсолютных и относительных мер сходства (табл. 1), матрица мер включения (табл. 2). На основе матрицы сходства построены дендрограмма и оптимальное дерево (рис. 1, 2). Дендрограмма строилась по методу средней связи с помощью агломеративной кластер-процедуры (Айвазян и др., 1974), оптимальное дерево — по методу, разработанному польскими математиками и описанному в книге В. И. Василевича (1969). Ориентированный граф (рис. 3) построен методом выделения

---

[1] Виды *Congregatocarpus pucificus* (Yam.) Mik. и *Tokidadendron kurilensis* (Rupr.) Perest. для Курильских островов были определены Перестенко по коллекциям водорослей Института биологии моря.

ТАБЛИЦА 1

Матрица мер пересечения (диагональ и над диагональю) и мер сходства (под диагональю) видового состава исследованных районов

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	148	122	106	76	72	62	64	68	77	60	71	41	84	51	66
2	83	146	105	76	65	54	57	58	70	59	62	43	80	42	62
3	77	77	128	88	73	63	66	68	72	60	65	37	77	48	64
4	59	60	75	108	81	71	73	73	77	64	74	37	72	57	67
5	55	50	60	73	115	93	91	82	76	61	79	34	70	60	68
6	49	43	55	67	85	103	90	77	71	59	75	31	61	55	63
7	50	45	55	67	81	85	110	87	76	62	79	32	65	59	68
8	54	46	58	69	75	74	81	105	84	64	81	35	72	60	69
9	54	50	55	63	61	60	62	70	135	89	95	44	96	69	86
10	43	42	46	53	49	50	51	54	66	133	68	42	93	52	80
11	51	45	51	63	65	65	66	70	72	52	128	38	82	76	90
12	38	41	38	43	38	37	36	41	44	42	39	66	59	30	41
13	52	50	50	51	48	44	45	51	62	63	54	49	177	61	89
14	35	29	36	46	47	45	47	49	50	38	57	29	38	141	121
15	31	29	32	35	35	33	35	36	42	39	44	24	39	58	278

ТАБЛИЦА 2

Матрица мер включения видового состава районов (в процентах)

↓	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	100	84	83	70	63	60	58	65	57	45	55	62	47	36	24
2	82	100	82	70	57	52	52	55	52	44	48	65	45	30	22
3	72	72	100	81	63	61	60	65	53	45	51	56	44	34	23
4	51	52	69	100	70	69	66	70	57	48	58	56	41	40	24
5	49	45	57	75	100	90	83	78	56	46	62	52	40	43	24
6	42	37	49	66	81	100	82	73	53	44	59	47	34	39	23
7	43	39	52	68	79	87	100	83	56	47	62	48	37	42	24
8	46	40	53	68	71	75	79	100	62	48	63	53	41	43	25
9	52	48	56	71	66	69	69	80	100	67	74	67	54	49	31
10	41	40	47	59	53	57	56	61	66	100	53	64	55	37	29
11	48	42	51	69	69	73	72	77	70	51	100	58	46	54	32
12	28	29	29	34	30	30	29	33	33	32	30	100	33	21	15
13	57	55	60	67	61	59	59	69	71	74	64	89	100	43	32
14	34	29	38	53	52	53	54	57	51	39	59	45	34	100	44
15	45	42	50	62	59	61	62	66	64	60	70	62	50	86	100

Примечание. Стрелка указывает направление включения.

наиболее сильных связей на основе мер включения больших или равных некоторой пороговой величине.

На диагонали матрицы (табл. 1) приведено число видов в каждом районе исследования, наддиагональные элементы указывают число общих видов между районами. Наибольшим видовым разнообразием отличаются флоры Аляски (278) и северной части Охотского моря (177). Самая бедная флора отмечена у берегов северо-восточного Сахалина (66 видов). Флору остальных районов (1—11, 14) можно считать относительно равновеликой и разделить на две группы в порядке убывания числа видов. В первую группу входят районы 1—3, 9—11 и 14, во вторую — районы 4—8.

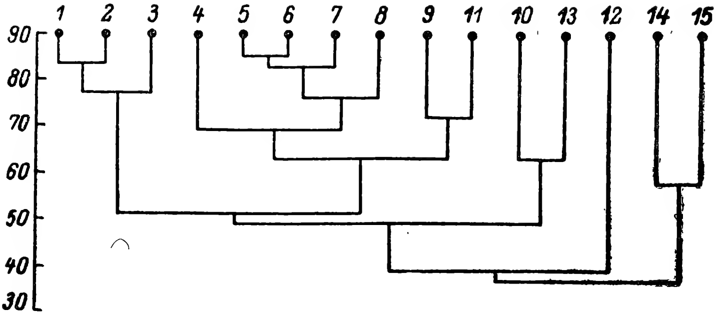


Рис. 1. Дендрограмма, построенная методом средней связи.

При анализе связей между флорами районов внутри указанных групп можно ограничиться только отношением сходства. При анализе связей между флорами районов из разных групп и флорами районов 12, 13 и 15, резко отличающихся по числу видов от других районов, необходимо использовать меры включения для установления отношения целого—части.

Рассмотрим результаты обработки материала при использовании только симметричных мер, т. е. мер сходства (рис. 1). Наибольшее сходство видового состава наблюдается во флоре Курильских островов, а именно внутри районов первой и второй групп.

Иерархическое упорядочение флор районов приведено на дендрограмме (рис. 1). При низком уровне сходства флора исследуемого района северной части Тихого океана распадается на две: азиатскую (районы 1—13) и американскую (районы 14 и 15). Связь между этими флорами низкая (37%) и осуществляется за счет видов, широко распространенных на американском побережье и у берегов Курильских, Командорских островов и юго-восточной Камчатки: *Laminaria dentigera*, *L. bongardiana*, *Cymathere triplicata*, *Thalassiophyllum clathrus*, *Alaria fistulosa* и других видов, также широко распространенных по всей северной части Тихого океана: *Analipus japonicus*, *Ralfsia fungiformis*, *Scytosiphon lomentaria*, *Agarum cribrosum*, *Neoptilota asplenioides*, *Ptilota filicina*, *Pterosiphonia bipinnata* и т. д.

С повышением уровня сходства (δ=49 %) азиатская флора распадается на две совокупности. В составе первой объединяются флоры Курильских, Командорских островов и юго-восточной Камчатки. Во вторую совокупность входят флоры северной части Охотского и западной части Берингова морей (δ=63 %). Флора северо-восточного Сахалина стоит обособленно, связь ее с флорами других районов проявляется слабо (δ=39 %).

Первая совокупность очень сложна по связям между районами. При высоком уровне сходства (δ=77 %) объединяются флоры островов Малой Курильской гряды и о. Кунашир с флорой охотоморского побережья о. Итуруп. Именно в этом районе сконцентрированы такие тепловодные виды азиатской флоры, как *Cymathere japonica*, *Kjellmaniella gyrata*, *Laminaria cichorioides*, *L. japonica*, *Sargassum miyabei*, *S. pallidum*, *Campylaephora hypnaeoides*, *Laurencia nipponica* и т. д. Также тесно связаны между собой флоры островов Уруп, Симушир, Парамушир и островов, расположенных к северу от Симушира (76—85 %). На менее высоком уровне (69 %) с ними объединяется флора тихоокеанского побережья о. Итуруп. Подобная тесная связь наблюдается и между флорами Командорских островов и юго-восточной Камчатки (δ=72 %).

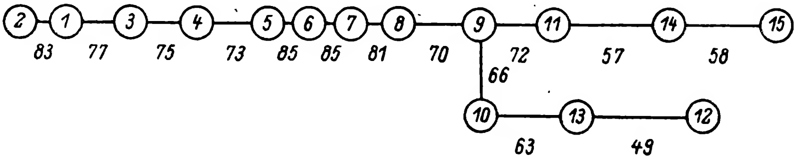


Рис. 2. Оптимальное дерево.

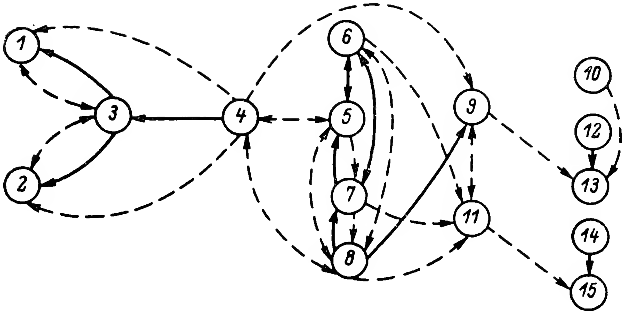


Рис. 3. Ориентированный граф включения.

Сплошные линии — $\delta \geqslant 80$ %, *штриховые* — $70\ \% \leqslant \delta \leqslant 79$ %.

Упорядочение флор по наиболее сильным связям производится с помощью оптимального дерева (см. рис. 2). Флоры всех островов, начиная от островов Малой Курильской гряды и кончая Алеутскими, расположены в географической последовательности. Между флорами островов вклинивается флора юго-восточной Камчатки, не нарушая последовательности связей. От флоры юго-восточной Камчатки отходит боковая ветвь оптимального дерева, упорядочивая по максимальному сходству флоры оставшихся районов.

Рассмотрим результаты обработки материала с помощью несимметричных мер. На основе матрицы включения (табл. 2) при $\delta \geqslant 70$ % и $\delta \geqslant 80$ % построен ориентированный граф включения (рис. 3). Как и следовало ожидать, связь флор южных Курильских островов с флорами средних и северных Курильских осуществляется через флору тихоокеанского побережья о. Итуруп (рис. 3).

Граница между высоко- и низкобореальными подзонами бореальной зоны проходит по тихоокеанскому побережью о. Итуруп. Флору острова можно считать флорой переходного типа между подзонами. До настоящей работы граница указывалась в разных районах Курильских островов (Nagai, 1941; Гусарова, 1974, 1975; Зинова и др., 1980). Обоснованная в данной работе граница совпадает с проведенной нами ранее (Гусарова, Семкин, 1982).

Флоры средних и северных Курильских островов связаны с флорой юго-восточной Камчатки через включение в нее флор о. Парамушир (80 %) и тихоокеанского побережья о. Итуруп (71 %); с флорой Командорских островов — через включение в нее флор Симушира (73 %), Парамушира (77 %) и островов к северу от Симушира (72 %). В богатую флору северной части Охотского моря включаются флоры западной части Берингова моря (74 %), юго-восточной Камчатки (71 %), северо-восточного Сахалина (89 %). Флора Алеутских островов на 86 % включается во флору Аляски. Связь азиатской и американской флор осуществляется через флору Командорских островов, которая входит во флору Аляски на 70 %.

Сравнительный анализ флоры северной части Тихого океана с помощью теоретико-графовых методов позволил объективно выявить сильные связи и соподчиненность флор отдельных районов. Полученные результаты могут служить обоснованием флористического районирования по макрофитам исследованной части Тихого океана.

Ниже приведен список макрофитов 15 районов северной части Тихого океана

CHLOROPHYTA

Derbesia marina (Lyngb.) Kjellm. 14, 15
D. vaucheriaeformis (Harv.) J. Ag. 15
Halicystic ovalis (Lyngb.) Aresch. 14, 15
Codium fragile (Suring.) Hariot 15
C. ritteri S. et G. 8, 11, 14, 15
C. setchellii Gardn. 15
C. yezoense (Tok.) Vinogr. 1—3
Rhizoclonium implexum (Dillw.) Kütz. 9, 10, 13, 15
R. riparium (Roth) Harv. 1, 6—11, 13—15
Chaetomorpha cannabina (Aresch.) Kjellm. 1—5, 9—11, 13, 15
C. linum (Müll.) Kütz. 1—4, 9
C. melagonium (Web. et Mohr) Kütz. 1, 2, 9—15
C. moniligera Kjellm. 1—3
Cladophora flexuosa (Müll.) Kütz. 15
C. hutchinsiae (Dillw.) Kütz. 15
C. opaca Sakai 1—4, 13
C. sericea (Huds.) Kütz. 15

C. speciosa Sakai 6—11
C. stimpsonii Harv. 1—3, 13
Codiolum gregarium Braun 1—7, 10, 11, 13
Chlorochytrium inclusum Kjellm. 1—7, 9—11, 13, 15
C. schmitzii Rosenv. 9, 11, 13, 15
Ulothrix flacca (Dillw.) Thur. 2—5, 10, 13, 15
U. implexa (Kütz.) Kütz. 10, 14, 15
U. laetevirens (Kütz.) Collins 14, 15
U. pseudoflacca Wille 3, 4, 9, 10, 12, 13, 15
Entocladia frustrae (Reinke) Batt. 10
E. pterosiphoniae Nagai 1—8, 11
E. viridis Reinke 5—8, 10, 13
E. wittrockii Wille 13
Endophyton ramosum Gardn. 10
Pseudodictyon geniculatum Gardn. 1—4
Pseudulvella applanata S. et G. 15
Zygomitus reticulatus Born. et Flah. 10, 12
Urospora elongata (Rosenv.) Hagem 10, 13
U. penicilliformis (Roth) Aresch. 2—8, 10—13, 15
U. vancouveriana (Tilden.) Scagel 6—8, 11
U. wormskjoldii (Mert.) Rosenv. 1—11, 13—15
Acrosiphonia arcta (Dillw.) J. Ag. 9—11, 13—15
A. duriuscula (Rupr.) Yendo 1—11, 13, 15
A. heterocladia (Sakai) Vinogr. 12, 13
A. mertensii (Rupr.) Yendo 3—7, 9, 10, 14, 15
A. ochotensis (Tok.) Vinogr. 4, 6, 11
A. saxatilis (Rupr.) Vinogr. 1, 3, 4, 6—8, 13—15
Spongomorpha (*Acrosiphonia*) *coalita* (Rupr.) Collins 14, 15
S. spinescens (*Acrosiphonia*) Kütz. 14, 15
Blidingia chadefaudii (Feldm.) Blid. 1—4, 7, 9, 10, 13
B. minima (Näg. ex Kütz.) Kyl. 1—11, 13—15
Kornmannia zostericola (Tild.) Blid. 1, 3, 5—9, 11, 15
Monostroma crassidermum Tok. 1, 3—6, 8—10, 13
M. grevillei (Thur.) Wittr. 1, 4, 5, 7—11, 13—15
Gayralia oxysperma (Kütz.) Vinogr. 14, 15
Protomonostroma undulatum (Wittr.) Vinogr. 1, 5, 6, 8, 9, 11
Capsosiphon groenlandicus (J. Ag.) Vinogr. 4—11, 13—15
Enteromorpha ahlneriana Blid. 9, 10, 12, 13
E. clathrata (Roth) Grev. 1, 2, 8—11, 13, 15
E. flexuosa (Wulf. ex Roth) J. Ag. 9, 10, 12, 13
E. intestinalis (L.) Link 14, 15
E. linza (L.) J. Ag. 1—4, 6, 8—13, 15
E. prolifera (Müll.) J. Ag. 1, 2, 4—13, 15
Percursaria percursa (Ag.) Bory 9—11, 13, 15
Ulvaria splendens Rupr. 1—15
Ulva fenestrata P. et R. 1—15
U. latissima L. 15
U. rigida Ag. 15
Prasiola borealis Reed 8, 10, 11, 14, 15
P. crispa (Light.) Menegh. 12, 13
P. delicatula S. et G. 15
P. meridionalis S. et G. 14, 15
Rosenvingiella constricta (S. et G.) Silva 10
R. polyrhiza (Rosenv.) Silva 7, 15
Schizogonium murale Kütz. 11, 13

PHAEOPHYTA

Ectocarpus affinis S. et G. 15
E. confervoides (Roth) Le Jol. 9, 10, 13, 15
E. corticulatus Saund. 15
E. flagelliferus S. et G. 15
E. fusiformis Nagai 7, 10
E. parvus (Saund.) Hollen. 15
E. siliculosus (Dillw.) Lyngb. 10, 15
E. terminalis Kütz. 14, 15
Pylaiella littoralis (L.) Kjellm. 1—11, 13—15
P. varia Kjellm. 13
Spongonema tomentosum (Hud.) Kütz. 14, 15
Streblonema corymbiferum S. et G. 13
S. irregulare Saund. 15
S. minutissimum Saund. 15
S. pacificum Saund. 15
S. vorax S. et G. 15
Lithoderma fatiscens Aresch. 9—11, 13—15
Myrionema globosum S. et G. 15
M. strangulans Grev. 15
Hecatonema streblonematoides (S. et G.) Lois. 15
Elachista fucicola (Velley) Aresch. 15
E. lumbrica Rupr. 13
Halothrix lumbricalis (Kütz.) Reinke 9, 10
Leptonematella fasciculata (Reinke) Silva 4, 6, 10
Corynophlaea globulifera (Rupr.) Perest. 1, 2, 9, 13
Leathesia difformis (L.) Aresch. 1—4, 9, 13—15
Eudesme virescens (Carm.) J. Ag. 1—3, 10, 13
Sphaerotrichia divaricata (Ag.) Kyl. 2, 4—6, 9, 10, 13
Chordaria flagelliformis (Müll.) Ag. 1—15
C. gracilis S. et G. 2—5, 13—15
Saundersella simplex (Saund.) Kyl. 1—4, 9—11, 13, 15
Haplogloia andersonii (Farl.) Levring 15
H. kuckuckii Kyl. 15
H. kurilensis Inag. 7, 13
Papenfussiella kuromo (Yendo) Inag. 13
Polycerea borealis Vinogr. 10, 13
Pseudochorda nagai (Tok.) Inag. 1, 2, 12
Acrothrix pacifica Okam. et Yam. 2
Analipus filiformis (Rupr.) Papenf. 9, 10
A. japonicus (Harv.) Wynne 1—15
Ralfsia clavata (Carm.) Crouan. 14, 15
R. fungiformis (Gunn.) S. et G. 1—15
R. verrucosa (Aresch.) J. Ag. 7—11
Soranthera ulvoidea P. et R. 1, 3—9, 11, 14, 15
Melanosiphon intestinalis (Saund.) Wynne 2, 4, 8—10, 12—15
Phaeostrophion irregulare S. et G. 15
Dictyosiphon chordaria Aresch. 13
D. foeniculaceus (Hud.) Grev. 1, 2, 4—6, 9—13
D. hispidus Kjellm. 10, 15
D. hippuroides (Lyngb.) Kütz. 10, 13—15
D. tenuis S. et G. 15
Coilodesme bulligera Strömf. 7, 8, 11—15
C. californica (Rupr.) Kjellm. 1—3, 10, 13
C. cystoseira (Rupr.) S. et G. 1—4, 13, 15
C. fucicola (Yendo) Nagai 5—7, 9, 11
C. japonica Yam. 1
C. sitchensis S. et G. 14, 15
C. polygnampta S. et G. 14, 15
Stictyosiphon tortilis (Rupr.) Reinke 10, 13, 15
S. subarticulatus (Aresch.) Hauck. 13
Delamarea attenuata (Kjellm.) Rosenv. 10, 15
Punctaria chartacea S. et G. 15
P. flaccida Nagai 2
P. latifolia Grev. 2, 12, 15
P. lobata (Saund.) S. et G. 15
P. plantaginea (Roth) Grev. 2—4, 10, 12, 13, 15
Colpomenia bullosa (Saund.) Yam. 15
C. peregrina (Sauv.) Hamel 1—5, 9, 11—15
Petalonia debilis (C. Ag.) Derb. et Sol. 14, 15
P. fascia (Müll.) Kuntze 7—10, 12—15

P. zosterifolia (Reinke) Kuntze 8—10, 12, 13
Scytosiphon dotyi Wynne 1, 3—8, 10
S. lomentaria (Lyngb.) J. Ag. 1—15
Desmarestia aculeata (L.) Lam. 1—3, 5—11, 13—15
D. intermedia P. et R. 1—11, 13—15
D. kurilensis Yam. 2—7
D. ligulata (Light.) Lam. 1—3, 15
D. media (C. Ag.) Grev. 14, 15
D. viridis (Müll.) Lam. 1—15
Chorda filum (L.) Lam. 2—3, 10—13, 15
Agarum cribrosum Bory 1—15
A. fimbriatum Harv. 15
Arthrothamnus bifidus (Gmel.) J. Ag. 1—3, 6—9, 11, 14, 15
A. kurilensis Rupr. 3—6
Costaria costata (Turn.) Saund. 1—3, 15
Costularia kurilensis Petr. et Guss. 6, 7
Cymathere fibrosa Nagai 3—8
C. japonica Miyabe et Nagai 1—3
C. triplicata (P. et R.) J. Ag. 5—9, 11, 14, 15
Feditia simushirensis Petr. et Guss. 6, 7
Hedophyllum sessile (C. Ag.) Setch. 14, 15
Kjellmaniella gyrata (Kjellm.) Miyabe 1—3
Laminaria angustata Kjellm. 1, 2
L. appressirhiza Petr. et Voz. 3, 13
L. bongardiana P. et R. 4—11, 14, 15
L. cichorioides Miyabe 1—3, 13?
L. dentigera Kjellm. 3—11, 14, 15
L. gurjanovae A. Zin. 9, 10, 12, 13
L. inclinatorhiza Petr. et Voz. 13
L. japonica Aresch. 1—3
L. longipes Bory 5—9, 11, 14, 15
L. multiplicata Petr. et Suchov. 13
L. personata S. et G. 15
L. saccharina (L.) Lam. 14, 15
L. setchellii Silva 15
L. solidungula J. Ag. 10
L. yezoensis Miyabe 1—11, 14, 15
Phyllariella ochotensis Petr. et Voz. 13
Pleurophycus gardneri Setch. et Saund. 15
Thalassiophyllum clathrus P. et R. 5—9, 11, 14, 15
Lessonia laminarioides P. et R. 13
Lessoniopsis littoralis (Tilden) Reinke 15
Nereocystis luetkeana (Mert.) P. et R. 14, 15
Macrocystis integrifolia Bory 15
M. pyrifera (L.) C. Ag. 15
Alaria angusta Kjellm. 1, 4—9, 11, 14, 15
A. fistulosa P. et R. 4—11, 14, 15
A. marginata P. et R. 1—15
A. nana Schrad. 15
A. ochotensis Yendo 12, 13
A. valida Kjellm. et Setch. 15
Egregia menziesii (Turn.) Aresch. 15
Pterygophora californica Rupr. 15
Pleuropterum paradiseum Miyabe et Nagai 5—7
Halopteris dura (Rupr.) Sinova 10, 13
Sphacelaria arctica Harv. 9, 10, 13
S. furcigera Kütz. 1—3, 13
S. olivacea (Dillw.) Ag. 13
S. plumosa Lyngb. 10, 13
S. racemosa Grev. 15
S. subfusca S. et G. 2, 15
Dictyopteris divaricata (Okam.) Okam. 2
Cystoseira crassipes (Turn.) Ag. 1—3, 5, 13—15
Sargassum horneri (Turn.) Ag. 1, 2
S. kjellmanianum Yendo 1—3
S. miyabei Yendo 1—3
S. pallidum (Turn.) Ag. 1—3
S. thunbergii Kuntze 2
Fucus evanescens Ag. 1—15
Pelvetia wrightii Okam. 1—4

RHODOPHYTA

Goniotrichum alsidii (Zanard.) Howe 2
Smithora naiadum (Ander.) Hollen. 15
Erythrotrichia reflexa (Grouan) Thur. 13
Bangia atropurpurea (Roth) Ag. 4, 9, 11, 14, 15
Erythrocladia irregularis Rosenv. 15
Porphyra abbottae Kris. 3, 4, 11, 14, 15
P. amplissima (Kjellm.) Setch. et Hus. 1—10, 12, 13, 15
P. brumalis Mumf. 11, 13
P. bulbopes (Yendo) Okam. 1, 5—8, 11, 13
P. cuneiformis Kris. 15
P. gardneri (Smith et Hollen.) Hawkes 11, 14, 15
P. katadai Miura 13
P. miniata (Ag.) Ag. 10, 13, 15
P. nereocystis Ander. 14, 15
P. ochotensis Nagai 1, 3, 5—8, 10, 12, 13
P. perforata J. Ag. 15
P. pseudocrassa Yam. et Mik. 1, 2, 13?
P. pseudolanceolata Kris. 14, 15
P. pseudolinearis Ueda 1, 3—5, 8—10, 13, 14
P. purpurea (Roth) Ag. 10, 14, 15
P. schizophylla Hollen. 11, 14, 15
P. tasa (Yendo) Ueda 1—9, 11, 13, 14
P. tenuissima (Strömf.) Setch. et Hus 15
P. torta Kris. 11
P. variegata (Kjellm.) Hus 1—11, 13—15
P. umbilicalis Kütz. 1—13, 15
P. yezoensis Ueda 14
Acrochaetium alariae (Jonss.) Born. 10
A. kurilense (Nagai) Papenf. 2
A. thuretii (Born.) Coll. et Harv. 10
Audouinella efflorescens (J. Ag.) Papenf. 10
Kylinia moniliformis (Rosenv.) Kyl. 1—3, 9, 10
K. parvula (Kyl.) Kyl. 8—10, 13
K. secundata (Lyngb.) Papenf. 13
Rhodochorton penicilliforme (Kjellm.) Rosenv. 1, 9, 10, 15
R. purpureum (Light.) Rosenv. 5, 6, 10, 13—15
Nemalion helminthoides (Velley) Batt. 15
N. vermiculare Suring. 9
Constantinea rosa—marina (Gmel.) P. et R. 1—9, 11—15
C. subulifera Setch. 1, 2, 4, 5, 7, 11
Cryptosiphonia woodii (J. Ag.) J. Ag. 14, 15
Dumontia incrassata (Müll.) Lam. 1—11, 13, 15
D. simplex Cott. 5, 8, 13
Farlowia irregularis Yam. 2, 9, 12
F. mollis (Bail. et Harv.) Farl. et Setch. 5, 15
Weeksia fryeana Setch. 15
Neoabbottiella araneosa Perest. 8, 11
Dilsea californica (J. Ag.) Kuntze 15
Neodilsea integra (Kjellm.) A. Zin. 10, 11, 13, 15
N. yendoana Tok. 1—3, 5—9, 11, 13
Cruoriella dubyi (Crouan) Schm. 13
Peyssonnelia rubra (Grev.) J. Ag. 9, 11, 13
Rhododermis parasitica Batt. 4—8
Rhodophysema georgii Batt. 2—4
R. elegans Batt. 5—7
Hildenbrandia occidentalis Setch. 15
H. prototypus Nardo 1—7, 9—15
Bossiella compressa Klocz. 1, 2
B. chiloensis (Dec.) Johan. 15
B. cretacea (P. et R.) Johan. 1—11, 13—15
B. plumosa (Manza) Silva 15
Calliarthron tuberculosum (P. et R.) Daws. 15
Clathromorphum compactum (Kjellm.) Fosl. 1, 9, 11—15

C. circumscriptum (Strömf.) Fosl. 1, 4—6, 9, 11—15
C. loculosum (Kjellm.) Fosl. 3—11, 13—15
C. nereostratum Lebed. 3, 4, 7—9, 11, 14, 15
C. reclinatum (Fosl.) Adey 1—9, 11, 14, 15
Corallina frondescens P. et R. 3, 4, 9, 11, 14, 15
C. pilulifera P. et R. 1—5, 7—11, 13, 15
C. officinalis L. 1—3, 8, 9, 11, 13, 15
C. vancouveriensis Yendo 14, 15
Dermatolithon corallinae (Crouan) Fosl. 1—5
D. tumidulum (Fosl.) Fosl. 13
Pneophyllum zostericola (Fosl.) Klocz. 1—3
Fosliella farinosa (Lam.) Howe 1, 2
Lithothamnion calcareum (Pall.) Aresch. 13
L. fruticulosum (Kütz.) Fosl. 1, 2
Lithophyllum okamurai Fosl. 1—3
Mesophyllum aleuticum Lebed. 14, 15
Phymatolithon polymorphum Fosl. 10, 11, 13
Pseudolithophyllum neofarlowii (Setch. et Mason) Adey 15
Serraticardia macmillanii (Yendo) Silva 15
Gloiosiphonia californica (Farl.) J. Ag. 15
G. verticillaris Farl. 15
Endocladia muricata (P. et R.) J. Ag. 14, 15
Gloiopeltis furcata (P. et R.) J. Ag. 1—11, 13—15
Carpopeltis flabellata (Holm.) Okam. 13
Cryptonemia obovata J. Ag. 15
Grateloupia pinnata (P. et R.) Setch. 15
Prionitis lanceolata (Harv.) Harv. 15
P. linearis Kyl. 15
Tichocarpus crinitus (Gmel.) Rupr. 1—5, 7—9, 12, 13
Callophyllis cristata (Ag.) Kütz 1, 2, 5—15
C. flabellulata Harv. 14, 15
C. heanophylla Setch. 15
C. edentata Kyl. 15
C. papulosa Perest. 1, 2
C. pinnata Setch. et Swezy. 15
C. rhynchocarpa Rupr. 1—5, 7—9, 11—13
C. violacea J. Ag. 15
Kallymenia oblongifructa Setch. 15
K. reniformis J. Ag. 14, 15
Pugetia fragilissima Kyl. 15
Beringia castanea Perest. 11
Crossocarpus lamuticus Rupr. 13
Cirrulicarpus gmelinii (Grun.) Tok. et Mas. 1, 2, 4—11, 13—15
Erythrophyllum delesserioides J. Ag. 15
Kallymeniopsis circinnata Perest. 13
K. lacera (P. et R.) Perest. 5—7, 11
K. pustulosa (P. et R.) Perest. 5, 6, 9
K. verrucosa A. Zin. et Guss. 5—8
Choreocolax polysiphoniae Reinsch 15
Harveyella mirabilis (Reinsch) Schm. et Reinke 10, 13
Petrocelis middendorfii (Rupr.) Kjellm. 13—15
Schizymenia pacifica Kyl. 1—9, 11, 13—15
Gracilaria verrucosa (Huds.) Papenf. 1, 2
Neoagardhiella baileyi (Kütz.) Wynne et Taylor 15
Opuntiella californica (Farl.) Kyl. 15
O. ornata (P. et R.) A. Zin. 9, 11?, 15
Turnerella glaphyra Perest. 13
T. mertensiana (P. et R.) Schm. 1—13, 15
T. pennyi (Harv.) Schm. 13
Sarcodiotheca furcata (S. et G.) Kyl. 15
Rhodophyllis capillaris Tok. 1, 2, 7—9, 13
R. dichotoma (Lepech.) Gobi 9, 11—15
R. veprecula Rupr. 9, 10, 13
Plocamium tenue Kyl. 15
Ahnfeltia fastigiata (P. et R.) Mak. 2, 9, 14, 15
A. plicata (Huds.) Fries 2, 10, 13
A. tobuchiensis (Kanno et Matsub.) Mak. 1, 2
Gymnogongrus leptophyllus J. Ag. 15
Phyllophora truncata (Pallas) A. Zin. 9, 10, 13
Stenogramme interrupta (Ag.) Mont. 15
Chondrus armatus (Harv.) Okam. 1—3
C. platynus (Ag.) J. Ag. 3, 8, 9, 13
C. pinnulatus (Harv.) Okam. 1—4, 12
C. yendoi Yam. et Mik. 1—4
Gigartina exasperata Harv. et Bail. 15
G. papillata (Ag.) J. Ag. 14, 15
G. sitchensis Rupr. 15
Iridaea cornucopiae P. et R. 1—15
I. cordata (Turn.) Bory 5—8, 14, 15
I. furcata (S. et G.) Papenf. 15
I. flaccida (S. et G.) Silva 15
I. heterocarpa P. et R. 15
I. lineare (S. et G.) Kyl. 15
I. parvula (Kjellm.) Papenf. 14, 15
I. punicea P. et R. 15
I. sanguinea (S. et G.) Hollen. et Abbott 15
Mastocarpus pacificus (Kjellm.) Perest. 1—13
Rhodoglossum hemisphaericum Mik. 1
R. japonicum Mik. 1—5, 8—11, 13
R. obtusilobum (Sinova) Mak. 1—3
R. roseum (Kyl.) Smith 15
Fauchea laciniata J. Ag. 15
Halosaccion compressum Rupr. 9, 10
H. glandiforme (Gmel.) Rupr. 1—11, 13—15
H. firmum (P. et R.) Rupr. 1—11, 13
H. microsporum Rupr. 3, 4, 7—10, 13, 15
Palmaria stenogona (Perest.) Perest. 1—13
P. palmata f. *mollis* (S. et G.) Guiry 5, 14, 15
Rhodymenia moniliformis Blin. et A. Zin. 13
R. pertusa (P. et R.) J. Ag. 1—9, 11, 13—15
Pleuroblepharidella japonica (Okam.) Wynne 1, 3—9, 11, 14
Antithamnion alternans Gardn. 15
A. asymmetricum Gardn. 15
A. shimamuranum Nagai 5—7
A. simulans Gardn. 15
Antithamnionella miharai (Tok.) Yoshida 1—3
A. pacifica (Harv.) Wollas. 15
Boreothamnion serratum Wynne 7, 14
B. villosum Wynne 14
Callithamnion arborescens Gardn. 15
C. biseriatum Kyl. 15
C. pikeanum Harv. 11, 15
Campylaephora hypnaeoides J. Ag. 1—3
Ceramium cimbricum Peters. 10
C. codicola J. Ag. 15
C. japonicum Okam. 1, 2
C. kondoi Yendo 1—3, 9, 10, 12, 13
C. rumbrum (Huds.) Ag. 1, 10, 13—15
C. tenuissimum (Lyngb.) J. Ag. 13
Hollenbergia asiatica Perest. 1—4
H. subulata (Harv.) Wollas. 10, 15
Microcladia borealis Rupr. 11, 14, 15
Neoptilota asplenioides (Turn.) Kyl. 1—15
N. californica (Harv.) Kyl. 14, 15
N. hypnoides (Harv.) Kyl. 15
Platythamnion intermedium Tok. 1, 2
P. pectinatum Kyl. 15
P. villosum Kyl. 15
Pleonosporium kobayashii Okam. 1, 5, 14, 15
P. vancouverianum (J. Ag.) J. Ag. 11
Ptilota filicina J. Ag. 1—15
Scagelia corallina (Kjellm.) Yoshida 9, 11, 13
S. occidentale (Kyl.) Wollas. 9, 11, 15
Asterocolax hypophyllophila Wynne 14
Congregatocarpus pacificus (Yam.) Mik. 5—9
Cryptopleura ruprechtiana (J. Ag.) Kyl. 15
Delesseria decipiens J. Ag. 15
Heteroglossum ochotense A. Zin. 13
H. carnosum (Mik.) Perest. 1—8?
Hymenena ruthenica (P. et R.) A. Zin. 4—11, 14

Hypophyllum middendorfii (Rupr.) Kyl. 1, 2, 5, 12, 13
Mikamiella ruprechtiana (A. Zin.) Wynne 11, 13, 14
M. dentata (Wynne) Wynne 14
Laingia aleutica Wynne 14
Membranoptera beringiana (Rupr.) A. Zin. 5—7, 9—11, 14, 15
M. denticulata (Montag.) Kyl. 15
M. dimorpha Gardn. 14, 15
M. multiramosa Gardn. 11
M. robbeniensis Tok. 12, 13
M. serrata (P. et R.) A. Zin. 9, 11, 14
M. setchellii Gardn. 14
M. weeksiae S. et G. 15
Nienburgia prolifera Wynne 14
Nitophyllum hollenbergii (Kyl.) Abbott 15
N. mirabile (Kyl.) Kyl. 15
N. plicatum A. Zin. 5—7
N. yezoense (Yam. et Tok.) Mik. 1—4, 8, 9, 12, 13
Pantoneura baerii Kyl. 12, 13, 15
P. juergensii (J. Ag.) Kyl. 9, 11, 14, 15
Phycodrys amchitkensis Wynne 11?, 14
P. vinogradovae Perest. et Guss. 1—11, 13
P. riggii Gardn. 1—15
P. rossica (Sinova) A. Zin. 13
P. setchellii Skott. 15
Polyneura latissima (Harv.) Kyl. 5—7, 11, 13, 15
Tokidadendron ambigua (Gardn.) Wynne 14, 15
T. kurilensis (Rupr.) Perest. 4—8, 11—15
Yendonia crassifolia (Rupr.) Kyl. 3—8, 10, 11, 14, 15
Zinovaea acanthocarpa Wynne 14
Heterosiphonia japonica Yendo 15
Rhodoptilum plumosum (Harv. et Bail.) Kyl. 15
Amplisiphonia pacifica Hollen. 14, 15
Beringiella labiosa Wynne 14
Laurencia nipponica Yam. 1—3
L. glandulifera Kütz. 2
L. okamurai Yam. 1, 2
L. spectabilis P. et R. 15
Neorhodomela aculeata (Perest.) Masuda 1—4, 7—15
N. munita (Perest.) Masuda 1—3
N. oregona (Doty) Masuda 14
Odonthalia annae Perest. 1—5, 8, 9, 11, 14?
O. corymbifera (Gmel.) J. Ag. 1—9, 11?, 13
O. dentata (L.) Lyngb. 9, 10, 13, 15
O. floccosa (Esp.) Falk. 4—9, 11, 13—15
O. kamtshatica (Rupr.) J. Ag. 15
O. lyallii (Harv.) J. Ag. 15?
O. macrocarpa Masuda 1, 4
O. ochotensis (Rupr.) J. Ag. 9—13
O. setacea (Rupr.) Perest. 3—9, 11—14
O. washingtoniensis Kyl. 15
Polysiphonia hendryi Gardn. 15
P. morrowii Harv. 1, 2
P. japonica Harv. 1—3
P. pacifica Hollen. 14, 15
P. senticulosa Harv. 1
P. sertularioides (Grat.) J. Ag. 2
P. urceolata (Light.) Grev. 9, 10, 12—15
Pterosiphonia arctica S. et G. 5, 7, 8, 11, 15
P. bipinnata (P. et R.) Falk. 1—15
P. dendroidea (Montag.) Falk. 15
P. gardneri Hollen. 14, 15
P. japonica Nagai 7
P. robusta Gardn. 2—5, 7, 8
Rhodomela lycopodioides (L.) C. Ag. 8?—10, 13, 15
R. sachalinensis Masuda 1—3
R. sibirica A. Zin. et Vinogr. 10, 13
R. teres (Perest.) Masuda 1, 2

MAGNOLIOPHYTA

Zostera asiatica Miki 1, 2, 12
Z. marina L. 1—3, 6, 12, 13, 15
Z. japonica Aschers et Graebn. 1, 3, 5, 12
Phyllospadix iwatensis Makino 1—3, 5, 6

ЛИТЕРАТУРА

Айвазян С. А., *Бежаева З. И.*, *Староверов О. В.* Классификация многомерных наблюдений. М.: Статистика, 1974. 240 с. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Виноградова К. Л.* Определитель зеленых водорослей дальневосточных морей СССР. Л.: Наука, 1979. 147 с. — *Виноградова К. Л.*, *Клочкова Н. Г.*, *Перестенко Л. П.* Список водорослей литорали юго-восточной Камчатки и западной части Берингова моря. — В кн.: Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М.: Наука, 1978, с. 150—155. — *Гусарова И. С.* Географическая характеристика альгофлоры фотофильного горизонта сублиторальной зоны Курильских островов. — В кн.: Морская альгология — макробентос: Тез. докл. I Всес. совещ., М., 1974, с. 44—46. — *Гусарова И. С.* Макрофитобентос сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1975. 20 с. — *Гусарова И. С.*, *Семкин Б. И.* Сравнительный анализ конкретных флор сублиторали северо-западной части Тихого океана. — В кн.: Биология шельфовых зон Мирового океана, т. 1: Тез. докл. 2-й Всес. конф., Владивосток, 1982, с. 18—19. — *Зинова А. Д.*, *Возжинская В. Б.*, *Гусарова И. С.* Фитогеографический состав и характеристика донной альгофлоры Охотского моря. — В кн.: Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука, 1980, с. 4—29. — *Перестенко Л. П.* Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Пластинчатые криптонемиевые водоросли (пор. *Cryptonemiales*, *Rhodophyta*). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 2, с. 1676—1689. — *Перестенко Л. П.* Род *Odonthalia* Lyngb. в морях Дальнего Востока. — Нов. сист. низш. раст., 1977, т. 14, с. 33—41. — *Перестенко Л. П.* О видах рода *Callophyllis* Kütz. (*Kallymeniaceae*, *Rhodophyta*) в морях Дальнего Востока. — Нов. сист. низш. раст., 1978, т. 15, с. 30—37. — *Перестенко Л. П.* Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука, 1980. 232 с. — *Перестенко Л. П.* Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. I. — Нов. сист. низш. раст., 1982, т. 19, с. 16—29. — *Перестенко Л. П.* Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. II. — Нов. сист. низш. раст., 1983, т. 20, с. 35—45. — *Семкин Б. И.*, *Комарова Т. А.* Методика использования мер включения при изучении вторичных сукцессий (на примере послепожарных сообществ южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1980. 56 с. — *Семкин Б. И.*, *Куликова Л. С.* Методика математического анализа списков видов насекомых в естественных и культурных биоценозах. Владивосток:

Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981. 73 с. — *Юрцев Б. А.*, *Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718. — *Dawson E. Y.* A guide to the literature and distribution of pacific bentic algae from Alaska to the Galapagos islands. — Pac. Sci., 1961, vol. 15, N 3, p. 370—461. — *Hawkers M. W.*, *Tanner C. E.*, *Lebednik P. A.* The bentic marine algae of northern British Columbia. — Syesis, 1978, vol. 11, p. 81—115. — *Krishnamurthy V.* A revision of the species of the algal genus *Porphyra* occurring on the pacific Coast of north America. — Pac. Sci., 1972, vol. 26, N 1, p. 24—49. — *Lebednik P. A.* The *Corallinaceae* of North America. I. *Clathromorphum* Foslie emend Adey. — Syesis, 1976, vol. 9, p. 59—112. — *Masuda M.* A systematic study of the tribe *Rhodomeleae* (*Rhodomelaceae*, *Rhodophyta*). — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Sapporo, 1982, ser. 5, vol. 12, N 4, p. 210—400. — *Nagai M.* Marine algae of the Kurile islands. — J. Fac. Agricult. Hokkaido Imp. Univ. Sapporo, 1940, vol. 46, pt. 1, p. 1—137. — *Nagai M.* Marine algae of the Kurile islands. — J. Fac. Agricult. Hokkaido Imp. Univ. Sapporo, 1941, vol. 46, pt. 2, p. 139—310. — *Wynne M. J.* Marine algae of Amchitka island (Aleutian Islands). I. *Dellsseriaceae*. — Syesis, 1970, vol. 3, p. 95—144. — *Wynne M. J.* The genus *Porphyra* at Amchitka island, Aleutians. — In: Proceed. Seventh. Int. Seaweed Symposium: Univ. Tokyo Press, 1971, p. 100—104.

Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР,
Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 28 V 1984.

УДК 631.175 (211.7) (235.3)
Бот. журн., т. 71, № 6

Н. М. Деева

ЗАПАСЫ И СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ В ГОРНЫХ ТУНДРАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА ПЛАТО ПУТОРАНА

N. M. DEYEVA. PHYTOMASS QUANTITY AND STRUCTURE IN THE MOUNTAIN TUNDRAS OF THE NORTH-WEST OF THE PUTORANA PLATEAU

Определены запасы и годичный прирост растительной массы в кустарничковых и осоковой тундрах северо-западной части плато Путорана. Выявлено соотношение надземного и подземного компонентов растительной массы сообществ. Изучена роль отдельных жизненных форм в создании надземной фитомассы.

Если для фитоценозов равнинных территорий советского Крайнего Севера имеется немало сведений по продуктивности и структуре растительной массы, то горные тундры в этом отношении изучены недостаточно. При этом сопоставление данных по горным тундрам затруднено тем, что в одних работах весовые показатели рассчитаны на абсолютно сухое вещество, в других — на воздушно-сухое.

Краткий анализ работ по продуктивности горных тундр разных районов Крайнего Севера осуществлен Н. И. Андреяшкиной (1980, 1985). В связи с тем, что наша работа проводилась в основном в кустарничковых тундрах, приведем ряд сведений по запасам органической массы в горно-тундровых сообществах, в которых преобладают или участвуют кустарнички, а в некоторых случаях — и для сообществ с преобладанием других жизненных форм. Живая растительная масса в надземной и подземной частях пятнистой нагорной тундры Хибин составляет 64.6, ерниково-вороничной — 170.3, чернично-разнотравной — 270.0 ц/га в абс. сух. состоянии. Подземная масса в этих сообществах превышает надземную в 2.6—4.0 раза (Чепурко, 1966а, б, 1971). В кустарничковой горной тундре Корякского национального округа Магаданской обл. общий запас растительной массы — 140.4 ц/га в возд.-сух. состоянии, отношение надземной массы к подземной — 1 : 8 (Вихирева-Василькова и др., 1964). Общее количество органической массы в каменистой дриадовой тундре Северного Урала достигает 115.6—184.1 (данные за 1971 и 1972 гг.), кустарничково-моховой — 353.0—380.5, кустарниково-моховой — 770.0—911.0, травяно-моховой — 694.8—688.7 ц/га в возд.-сух. состоянии. Подземная масса в 1.5—8.2 раза превышает надземную (Булатова, Горчаковский, 1974). По данным В. Н. Паутовой (1976), запасы надземной массы высших растений в горных тундрах юго-запада Путорана изменяются от 1.9 ц/га в абс. сух. состоянии в дриадово-алекториевой тундре до 19.4 — в разнотравно-ерниково-моховой.

Запасы надземной фитомассы горных тундр Крайнего северо-востока СССР составляют 31—160 ц/га (Пугачев, 1983). Общее количество растительной массы в горной кустарничково-лишайниковой тундре Северного Охотоморья достигает 313.4 ц/га. Преобладает подземная масса (222.5 ц/га) (Игнатенко и др., 1979).

В 1978—1980 гг. в северо-западной части плато Путорана на стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (район оз. Капчук) проводили работы по изучению продуктивности типичных растительных сообществ разных высотных поясов (лесного, подгольцового и гольцового). Данные о запасах и годичном приросте органической массы сообществ лесного пояса опубликованы ранее (Деева, 1985). В настоящем сообщении будут представлены материалы по изучению продуктивности некоторых сообществ гольцового пояса.

Объектами исследования были выбраны наиболее типичные сообщества горных тундр, расположенные на горизонтальной поверхности плато на высоте около 1000 м над ур. м.: куртинная дриадовая, пятнистая дриадовая, кассиопово-дриадовая и осоковая тундры.

В куртинной дриадовой тундре, занимающей сухие щебнистые малоснежные участки плато, растительность занимает 25—30 %. Куртины округлой формы, от 10 до 100 см в диам. (в основном 40—60 см), расстояние между куртинами — 10—150 см и более. Кроме дриадовых, здесь встречаются куртины лишайниково-дриадовые, осоково-дриадовые, сиверсиево-дриадовые, кассиопово-дриадовые и др. Разделение на отдельные ярусы затруднено. Кроме *Dryas octopetala*, в составе куртинной тундры отмечены *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Novosieversia glacialis*, *Cassiope tetragona*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *Cetraria islandica*, *C. delisei*, *C. nivalis*, *C. cucullata*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria ochroleuca* и эпилитные лишайники.

В пятнистой дриадовой тундре, расположенной на мелкощебнистом более заснеженном участке, отдельные пятна почти голого грунта занимают 25—30 % площади. Пятна грунта диаметром от 20 до 100 см и более в основном лишены растительности, на них встречаются единичные экземпляры *Minuartia arctica*, *Parrya nudicaulis*, *Salix polaris*. Вертикальная ярусность в растительной дернине выражена слабо. В кустарничковом ярусе доминирует *Dryas octopetala*. Довольно активны здесь *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Novosieversia glacialis*, *Salix polaris*. Единично встречаются *Luzula confusa*, *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *Nardosmia glacialis*, *Lagotis glauca* subsp. *minor*, *Eritrichium villosum*, *Myosotis suaveolens* subsp. *asiatica*, *Pachypleurum alpinum*, *Oxyria digyna*, *Minuartia macrocarpa*, *Stellaria ciliatosepala*. Лишайниковый покров слагается преимущественно *Cetraria islandica*, *Cladina arbuscula*. Мхов мало, они в основном представлены *Racomitrium canescens*, *Ptilidium ciliare*. Встречаются также *Dicranoweisia crispula*, *Drepanocladus uncinatus*, *Dicranum bonjeanii*, *D. spadiceum*, *Hylocomium splendens*.

В кассиопово-дриадовой тундре, занимающей пониженный участок плато с достаточно мощным снежным покровом, растительность прерывается небольшими пятнами щебня и камней. Травяно-кустарничковый ярус высотой до 10 см формируют главным образом *Dryas octopetala* и *Cassiope tetragona*; здесь встречаются в основном те же виды, что и в пятнистой дриадовой тундре. В лишайниковом ярусе высотой до 4—5 см преобладает *Cetraria islandica*. Отмечены также *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria cucullata*, *C. delisei*, *Alectoria ochroleuca*. Мхи играют незначительную роль.

Осоковая тундра развивается в условиях застойного увлажнения. Вертикальная ярусность хорошо выражена. Травяной ярус высотой до 30 см состоит из *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *C. saxatilis* subsp. *laxa*, *Eriophorum medium*, *E. scheuchzeri*, *Salix reptans*. Встречаются также *Caltha arctica*, *Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata*, *Rumex arcticus*, *Salix polaris*. Моховой покров довольно рыхлый, маломощный (до 3 см), с участками отмершего мха. Он слагается *Calliergon sarmentosum*, *Aulacomnium palustre*, *Drepanocladus exannulatus*, *D. revolvens*, *D. uncinatus*, *Dicranum angu-*

stum, *Rhizomnium andrewsianum*, *Tomentypnum nitens*. Лишайники практически отсутствуют.

Для определения запасов надземной растительной массы закладывали площадки размером 25×25 см. Расчеты запасов органической массы производили с учетом площадей, занимаемых основными элементами растительной мозаики. Число учетных площадок для каждого элемента определяли по участию этого элемента в сообществе. Срезание растений производили в период завершения их роста, когда запасы растительной массы приближались к максимальным. Растения разбирали по видам. Для цветковых растений устанавливали фракционный состав растительной массы (листья, стебли и т. д.). У многолетнезеленых кустарничков листья текущего года и прошлых лет взвешивали отдельно. Прирост кустарничков определяли по весу листьев и стеблей текущего года. Прирост многолетних частей кустарничков, составляющий незначительную часть общего запаса фитомассы, в расчет не принимали (Андреяшкина, Горчаковский, 1972). Прирост мхов считали равным 13—16 % живой массы мха (Вильчек, 1984), прирост лишайников — 5 % (Левина, 1960). Для определения запасов подземной массы брали почвенные монолиты размером 25×25 см и на глубину проникновения корней. Отмывание корней и корневого опада производили с помощью серии сит с минимальным диаметром ячеек 0.25 мм. Высушивание растительных образцов осуществляли до абсолютно сухого состояния.

В кустарничковых тундрах северо-западной части плато Путорана накапливается от 63.3 до 213.7 ц/га органического растительного вещества (табл. 1). Наименьшие запасы надземной массы выявлены в куртинной дриадовой тундре — 28.4 ц/га, в пятнистой дриадовой и кассиопово-дриадовой тундрах эти запасы примерно в 2 раза больше. Надземная масса осоковой тундры достигает 40.8 ц/га. Во всех исследуемых сообществах преобладает подземная масса, в пятнистой дриадовой тундре она в 3 раза превышает надземную, в кассиопово-дриадовой — в 2.2, в куртинной дриадовой — в 1.2 раза. Особенно резкое преобладание подземной массы отмечено в осоковой тундре (в 27.3 раза).

ТАБЛИЦА 1

Запасы и структура растительной массы в горно-тундровых сообществах северо-запада плато Путорана (ц/га в абс. сух. состоянии)

Структура растительной массы	Куртинная дриадовая тундра	Пятнистая дриадовая тундра	Кассиопово-дриадовая тундра	Осоковая тундра
Общая растительная масса	63.3	213.7	201.0	1151.9
Надземная фитомасса	14.1	32.7	39.3	31.6
Кустарнички	9.0	14.4	21.3	1.1
Травы	1.0	2.9	0.7	25.0
Лишайники	3.6	12.6	14.8	0.1
Мхи	0.5	2.8	2.5	5.4
Надземная отмершая растительная масса	14.3	20.2	22.7	9.2
Подземная растительная масса	34.9	160.8	139.0	1111.1

В горных тундрах района исследования происходит значительное накопление отмершей растительной массы. На долю отмерших частей растений в осоковой тундре приходится 22.4 % надземной массы, а в куртинной дриадовой тундре, где условия для произрастания наиболее суровы, — 50.2 %. В остальных сообществах эта масса составляет немногим более одной трети. По данным Вихиревой-Васильковой с соавторами (1964), отмершая масса в кустарничковой горной тундре Корякского национального округа Магаданской обл. достигает 34.0 % от общей надземной массы. На Северном Урале в каменистой кустарничково-лишайниковой тундре на долю отмерших частей растений приходится 11.0 % надземной массы, в кустарничково-моховой — 21.6, кустарниково-моховой — 11.8, травяно-моховой — 21.3 % (Булатова, 1978). В горной кустарничково-лишайниковой тундре Северного Охотоморья отмершая растительная масса составляет 14.5 % надземной массы (Игнатенко и др., 1979).

Значительный интерес представляет выявление роли отдельных жизненных форм в создании живого органического вещества сообществ (табл. 1). В надземной массе всех исследуемых тундр преобладают цветковые (52.0—82.6 %). На долю кустарничков в куртинной дриадовой тундре приходится 63.8, в кассиопово-дриадовой — 54.2, в пятнистой дриадовой — 44.0 %. На втором месте стоят лишайники, они формируют 25.5—38.5 % живой надземной массы. Доля трав в кустарничковых тундрах составляет 1.8—8.9, доля мхов — 3.7—8.5 %. В осоковой тундре основа надземной массы слагается травянистыми растениями (79.1 %), на долю мхов приходится 17.1 %. Иная картина распределения надземной фитомассы по основным группам растений показана для сообществ горных тундр Северного Урала (Булатова, Горчаковский, 1974). Так, в каменистой дриадовой тундре господство принадлежит лишайникам, затем следуют цветковые и мхи. В травяно-моховой тундре в составе надземной массы преобладают мхи, цветковые значительно уступают им.

Одна из особенностей кустарничковых горных тундр района исследования состоит в том, что основа растительной массы слагается небольшим числом видов растений. В куртинной дриадовой тундре на долю *Dryas octopetala* приходится 91.3 % всей надземной массы, в кассиопово-дриадовой — 72.2, в пятнистой дриадовой — 68.7. Среди лишайников наибольшую роль в кустарничковых тундрах играет *Cetraria islandica*, в меньшей степени — *Cladina arbuscula*. В осоковой тундре *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *C. saxatilis* subsp. *laxa*, *Eriophorum scheuchzeri* составляют 93.8 % надземной массы. Среди мхов наиболее заметно участие видов родов *Drepanocladus* и *Tomentypnum nitens*.

Зеленая масса растений, включающая ассимилирующие части цветковых растений и мхов, в кустарничковых тундрах составляет 20.6—22.9 % надземной фитомассы, в осоковой же тундре за счет обилия травянистых растений и мхов почти вся живая надземная масса представлена зеленой массой.

Корневая система растений куртинной дриадовой тундры распространяется на глубину до 15 см, пятнистой дриадовой и кассиопово-дриадовой — до 30—40, осоковой тундры — до 40—45 см. В куртинной дриадовой тундре подземная масса составляет всего 34.9 ц/га (табл. 2). В двух других кустарничковых тундрах эти запасы по величине довольно близки, они в 4—4.6 раза превышают подземную массу в куртинной дриадовой тундре. Во всех кустарничковых тундрах значительная часть подземной массы приходится на отмершие части мхов и лишайников (40.8—47.3 %). Изучение вертикального распределения подземной массы показало, что основная масса корней и измельченных органических остатков находится в верхнем, 10-сантиметровом слое почвы, где сосредоточено 86.1—95.7 % этой массы. Данные о запасах подземной органической массы в осоковой тундре получены в результате обработки одного монолита и носят ориентировочный характер. В осоковой тундре накапливается несравненно большее, чем в кустарничковых тундрах, количество органической массы. Снижение количества растительной массы с глубиной происходит постепенно; так, в верхнем слое почвы 0—10 см содержится около 47 % массы, в следующем 10-сантиметровом слое почвы — 37.

Данные о годичной продукции растительной массы в горно-тундровых сообществах немногочисленны. В Хибинах текущий прирост растительной массы в надземной и подземной частях пятнистой тундры с аркто-альпийским разнотравьем составляет 5.48 ц/га в абс. сух. состоянии, ерниково-вороничной — 23.5, чернично-разнотравной — 50.0 (Чепурко, 1966а, б). В кустарничковых тундрах Корякской Земли масса листьев и надземных однолетних побегов — 23—35 ц/га в возд.-сух. состоянии (Вихирева-Василькова и др., 1964). Годичная продукция надземной массы горных тундр Крайнего северо-востока СССР — 3—9 ц/га (Пугачев, 1983). В кустарничково-лишайниковой тундре Северного Охотоморья ежегодный прирост всей растительной массы — 5.85 ц/га (Игнатенко, Пугачев, 1979).

Годичный прирост надземной массы в куртинной дриадовой тундре района исследования — 2.8 ц/га, в остальных кустарничковых тундрах — почти в 2 раза больше (табл. 3). Наиболее продуктивна осоковая тундра — 8.4 ц/га.

ТАБЛИЦА 2

Распределение подземной растительной массы в горно-тундровых сообществах северо-запада плато Путорана (ц/га в абс. сух. состоянии)

Глубина взятия образца, см	Куртинная дриадовая тундра	Пятнистая дриадовая тундра	Кассиопово-дриадовая тундра	Осоковая тундра
A_0	16.5	65.6	56.9	23.1
0—10	17.6	82.0	74.8	509.6
10—20	0.8	8.9	5.9	403.0
20—30	—	2.7	1.4	147.4
30—40	—	1.6	—	28.0
Всего	34.9	160.8	139.0	1111.1

Примечание. A_0 — отмершие части мхов и лишайников.

ТАБЛИЦА 3

Структура годичного прироста надземной фитомассы в горно-тундровых сообществах северо-запада плато Путорана

Сообщество	Сосудистые растения	Лишайники	Мхи	Прирост надземной фитомассы в целом по сообществу
Куртинная дриадовая тундра	$\frac{2.5}{89.3}$	$\frac{0.2}{7.1}$	$\frac{0.1}{3.6}$	$\frac{2.8}{100}$
Пятнистая дриадовая тундра	$\frac{4.9}{83.1}$	$\frac{0.6}{10.1}$	$\frac{0.4}{6.8}$	$\frac{5.9}{100}$
Кассиопово-дриадовая тундра	$\frac{4.0}{78.4}$	$\frac{0.7}{13.7}$	$\frac{0.4}{7.9}$	$\frac{5.1}{100}$
Осоковая тундра	$\frac{7.5}{89.3}$	$\frac{0.1}{1.2}$	$\frac{0.8}{9.5}$	$\frac{8.4}{100}$

Примечание. В числителе — ц/га в абс. сух. состоянии, в знаменателе — проценты.

Основную часть прироста образуют сосудистые растения (78.4—89.3 %). Доля лишайников в годичном приросте сообществ колеблется от 1.2 % в осоковой тундре до 13.7 % в кассиопово-дриадовой. Доля мхов составляет 3.6—9.5 % текущего прироста сообществ. Абсолютные величины прироста надземной фитомассы в горно-тундровых сообществах невелики, доля же годичного прироста в общем запасе надземной массы довольно существенна, она составляет 8.2—11.2 % в кустарничковых тундрах, в осоковой тундре возрастает до 20.6 %. Масса сосудистых растений в исследуемых сообществах за период вегетации нарастает на 18.2—28.8 %.

В заключение отметим, что общие запасы растительной массы в кустарничковых тундрах северо-запада плато Путорана составляют 66.3—213.7 ц/га. В дриадовых тундрах с возрастанием проективного покрытия от 25—30 до 70—75 % общие запасы органического вещества возрастают примерно в 2 раза. Во всех сообществах преобладает подземная масса. Отмечено существенное накопление мертвой растительной массы в надземной части сообществ (22.4—50.2 %). В надземной массе всех горно-тундровых сообществ преобладают цветковые, основа этой массы в каждом из сообществ слагается небольшим числом видов.

ЛИТЕРАТУРА

Андреяшкина Н. И. Продуктивность растительности Приуральского сектора Субарктики и других районов Крайнего Севера. — В кн.: Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1980, с. 74—89. — *Андреяшкина Н. И.* Продуктивность некоторых горнотундровых сообществ. — В кн.: Ботанические исследования на Урале (информационные материалы). Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1985, с. 43. — *Андреяшкина Н. И., Горчаковский П. Л.* Продуктивность некоторых кустарниковых, кустарничковых и травяных сообществ лесотундры и методика ее оценки. — Экология, 1972, № 3, с. 5—12. — *Булатова И. К.* Изменение сезонной ритмики и продуктивности растительности горных тундр в ходе сукцессий (на примере Северного Урала): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск, 1978. 27 с. — *Булатова И. К., Горчаковский П. Л.* Запасы фитомассы в горных тундрах Северного Урала и их изменение в ходе сукцессий. — Экология, 1974, № 6, с. 29—36. — *Вильчек Г. Е.* О продуктивности тундровых фитоценозов окрестностей мыса Харасавэй. — Биол. науки, 1984, № 7, с. 67—71. — *Вихирева-Василькова В. В., Гаврилюк В. А., Шамурин В. Ф.* Надземная и подземная масса некоторых кустарничковых сообществ Корякской Земли. — В кн.: Проблемы Севера, вып. 8. М.; Л.: Наука, 1964, с. 130—147. — *Деева Н. М.* Запасы фитомассы лесных сообществ северо-западной части плато Путорана. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 1, с. 54—58. — *Игнатенко И. В., Котляров И. И., Пугачев А. А.* Запасы и структура растительной массы в горных ландшафтах Северного Охотоморья. — В кн.: Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 5—27. — *Игнатенко И. В., Пугачев А. А.* Динамика растительной массы и биологический круговорот в горно-тундровых кедровостланиковых ландшафтах Северного Охотоморья. — В кн.: Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 92—124. — *Левина В. И.* Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 3, с. 418—423. — *Паутова В. Н.* Надземная масса и транспирация растений некоторых сообществ в зоне тундролесья. — В кн.: Природно-ландшафтные основы озер Путорана (Путоранская озерная провинция). Тр. Лимнолог. ин-та, т. 22 (42). Новосибирск: Наука, 1976, с. 92—128. — *Пугачев А. А.* Продуктивность растительного покрова Крайнего северо-востока СССР. — В кн.: Биологические проблемы Севера. Тез. X Всес. симп., ч. 1. Магадан: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1983, с. 209—210. — *Чепурко Н. Л.* Биологическая продуктивность и потребление минеральных элементов в лесных и тундровых ландшафтах Хибинских гор. — Вестн. Моск. ун-та, сер. геогр., 1966а, № 1, с. 59—66. — *Чепурко Н. Л.* Материалы по изучению круговорота минеральных веществ в кустарничковой тундре Хибинских гор. — Вестн. Моск. ун-та, сер. биол. и почвовед., 1966б, № 2, с. 116—126. — *Чепурко Н. Л.* Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в лесных и тундровых сообществах Хибинских гор. — В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971, с. 213—219.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 VI 1985.

УДК 582.26 : 631.4 : 253

Бот. журн., т. 71, № 6

Г. С. Антипина

РАЗВИТИЕ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ НА ВЫРУБКАХ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ

G. S. ANTYPINA. DEVELOPMENT OF SOIL ALGAE IN THE FELLING AREAS OF NORTHERN TAIGA

Рассмотрено развитие почвенных водорослей в сосняке воронично-брусничном и на вырубках в северной Карелии. Показано, что повреждение поверхности почвы вырубок при лесозаготовках вызывает смену синузий почвенных водорослей.

В связи с использованием новой тяжелой техники при лесозаготовках необходимо изучение ее воздействия на сохранность и свойства почвы вырубок. При сплошных концентрированных рубках леса наблюдаются повреждение поверхности почвы и напочвенного растительного покрова вырубок, изменение физических свойств и, следовательно, биологической активности почвы. Восстановление лесорастительных свойств почвы нарушенных участков происходит при участии микроорганизмов, среди которых особая роль принадлежит почвенным водорослям.

Исследование проведено в 1981—1983 гг. в Ругозерском лесхозе Карельской АССР (подзона северной тайги). Описание объектов исследования приводится по данным И. П. Лазаревой и С. С. Зябченко (1983). Пробные площади заложены в сосняке воронично-брусничном (IV бонитет, возраст 180 лет) и на вырубке. Почва насаждения и вырубки — подзол иллювиально-железисто-гумусовый, кислая ($pH_{сол}$ 2.9—3.2), обеднена элементами азотного и углеродного питания, характеризуется легким механическим составом. Подстилки маломощные, грубогумусовые, кислые ($pH_{сол}$ 3.1). Рубка леса проведена в 1980 г. валочно-трелевочной машиной ЛП-17.

На вырубке обследованы следующие участки: 1) напочвенный растительный покров сохранен, поверхность почвы не нарушена; 2) почва частично минерализована, лесная подстилка взрыхлена и перемешана с минеральной частью почвы; 3) напочвенный покров и подстилка сняты при разворотах трактора, почва минерализована. Исследование проводили общепринятыми почвенно-альгологическими методами. Численность водорослей определяли методом прямого счета с использованием люминесцентной микроскопии, данные пересчитаны на 1 г абс.-сух. почвы (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976). Сосняк воронично-брусничный служил контрольным вариантом. В почве леса выявлены 27 видов водорослей: 26 — зеленые, 1 — диатомовые. Подзолистым горизонтам присуща более богатая по сравнению с подстилкой альгофлора, в них разнообразнее состав хламидомонад. Комплекс доминирующих видов альгосинузий подстилки и подзолистых горизонтов образуют хламидомонады и хлорококковые. Численность почвенных водорослей в подстилке не превышает 86, в подзолистых горизонтах — 17 тыс. клеток.

Альгофлора соснового леса характеризуется бедностью видового состава, преобладанием зеленых водорослей, отсутствием других обычных групп почвенных водорослей (например, синезеленых и желтозеленых), предпочитающих для развития менее кислую реакцию среды. Водоросли интенсивнее развиваются в лесной подстилке, где для них более благоприятны условия освещенности и влажности. Для подстилки исследованных участков характерна и более высокая интенсивность микробиологических процессов по сравнению с минеральными горизонтами почвы (Загуральская, 1983). Характеристика почвенной альгофлоры сосняка в северной Карелии соответствует общей характеристике альгофлоры хвойных лесов СССР (Алексахина, Штина, 1984).

При сплошной рубке в сосняке воронично-брусничном на основной части вырубки (60—70 % площади) не происходит повреждения поверхности почвы и живого напочвенного покрова. В почве участков вырубки с ненарушенным напочвенным растительным покровом определены 31 вид зеленых и 1 вид синезеленых водорослей. Комплекс доминантов альгосинузий подстилки образуют хламидомонады и хлорококковые, их численность составляет 80 тыс. клеток в 1 г. В минеральных горизонтах синузии слагаются исключительно зелеными водорослями, в комплекс доминантов наряду с хламидомонадами и хлорококковыми входит зеленая нитчатка *Pleurastrum terrestre*. Численность водорослей в подзоле низкая — до 17 тыс. клеток в 1 г.

По сравнению с лесом в почве ненарушенных участков вырубки определено меньше видов хламидомонад, но более разнообразны хлорококковые и зеленые нитчатки. Отмечены новые виды — *Carteria mirtifilis*, *Pleurastrum terrestre*, *Nostoc punctiforme*, *Stichococcus chodatii*. Вместе с тем больше половины видов оказываются общими для этих местообитаний, а характер почвенной альгосинузии не меняется. Таким образом, если при сплошных концентрированных рубках леса поверхность почвы остается ненарушенной, то в почве продолжают существовать присущие лесу синузии почвенных водорослей.

Около 10 % площади вырубки составляют участки, где подстилка взрыхлена и перемешана с минеральными горизонтами почвы гусеницами тракторов. Здесь происходит обеднение видового состава почвенных альгосинузий — выявлены только 14 видов. Почвенная альгофлора обедняется из-за выпадения из синузии гидрофильных и амфибиальных видов, так как влажность почвы на вырубке понижается. Альгосинузия слагается исключительно зелеными водорослями, комплекс доминантов образуют широко распространенные почвенные виды хламидомонад и хлорококковых.

Хотя из альгосинузии выпадают многие виды, одновременно увеличивается интенсивность роста водорослей. Почве перемешанных участков свойственны высокая численность водорослей — до 500 тыс. клеток на 1 см^2 (400 тыс. в 1 г) — и биомасса до 1.4 г на 1 м^2 поверхности. По сравнению с почвой соседних ненарушенных участков вырубки численность почвенных водорослей здесь возрастает почти в 8 раз. При перемешивании подстилки и минеральных горизонтов создаются благоприятные условия для развития почвенных микроорганизмов, в том числе водорослей. На возрастание интенсивности роста микрофлоры в почве этих участков указывает Л. М. Загуральская (1983).

Максимальное повреждение поверхности почвы происходит при разворотах тракторов, когда напочвенный растительный покров и подстилка сдираются гусеницами и обнажаются минеральные горизонты почвы. Такие участки занимают около 10 % площади вырубки. Высшие растения на обнаженном грунте отсутствуют, поэтому самостоятельные сообщества водорослей, развитые на поверхности минеральных обнажений, следует рассматривать как альгоценозы (Новичкова-Иванова, 1980). Развивающиеся альгоценозы обогащаются новыми видами, которые не отмечали в почвах соседних участков. Видовое разнообразие водорослей здесь наибольшее среди исследованных местообитаний — определены 39 видов почвенных водорослей: 1 — синезеленых, 34 — зеленых, 3 — желтозеленых, 1 — диатомовых. По сравнению с исходными альгосинузиями почвы леса в альгоценозах на минерализованной почве уменьшается число видов хламидомонад, но возрастает число видов зеленых нитчаток. Среди последних отмечены виды, свойственные обнаженным песчаным субстратам, — *Koliella sempervirens*, *Uronema confervicolum.* Здесь отмечены дернинки *Tolypothrix tenuis* — представителя синезеленых азотфиксирующих водорослей. Комплекс доминантов альгоценозов образуют *T. tenuis*, *Chlorococcum* sp., *Chlorella vulgaris*, *Bracteacoccus minor*, *Chlorosarcina minor*, *Chlorhormidium flaccidum*, *Stichococcus chodatii.*

Численность водорослей на обнажениях низкая — до 30 тыс. клеток на 1 см^2 (26 тыс. в 1 г), биомасса — до 78 мг на 1 м^2. В заселении минерализованной почвы на лесных вырубках участвуют водоросли разных экологических групп, часто случайные, например гидрофильные виды. Почти половина встреченных здесь видов отсутствует в почвах соседних участков. Значительное видовое богатство, присутствие случайных видов являются признаками неустойчивого, несформированного альгоценоза. Аналогичные данные были получены для сходных экотопов в тундрах (Новичкова-Иванова, 1963).

По мере зарастания участков обнаженного минерального грунта ценозы водорослей становятся более стабильными. Мы провели альгологический анализ участков обнаженного грунта на 18-летней вырубке. Видовое разнообразие альгоценозов снижается здесь до 26 видов: 3 — синезеленых, 20 — зеленых, 3 — желтозеленых. Из ценозов исчезают случайные виды, расширяется состав зеленых нитчаток, становятся постоянными и интенсивно развиваются среди почвенных частиц нитчатые синезеленые, способные к фиксации атмосферного азота, — *Calothrix clavata*, *C. elenkinii.* Комплекс доминантов на обнажениях 18-летней вырубки образуют *C. clavata*, *C. elenkinii*, *Tolypothrix tenuis*, *Chlorococcum* sp., *Bracteacoccus minor*, *Coccomyxa solorinae.* Численность микроскопических водорослей в поверхностных альгоценозах на зарастающих обнажениях в 7 раз выше, чем на свежих, — до 200 тыс. клеток на 1 см^2 (180 тыс. в 1 г почвы), биомасса — до 545 мг на 1 м^2 субстрата. Развитие водорослей на обнажениях оказывает положительное влияние: они участвуют в биологическом освоении минерального субстрата, скрепляют почвенные частицы, являются первыми гумусообразователями, органическое вещество водорослей поступает в трофические цепи (Штина, Голлербах, 1976, и др.). Но даже на 18-летних вырубках в северной Карелии сохраняются участки минерализованной почвы, на которых развиты только ценозы низших растений. Это еще раз доказывает, насколько медленно в условиях Севера происходит восстановление растительности, поврежденной при антропогенном воздействии.

Всего при исследовании почв сосняка и вырубок выявлены 63 вида и формы водорослей: 4 — синезеленых, 53 — зеленых, 3 — желтозеленых, 2 — диатомовых, 1 — эвгленовых. Изменения почвенных альгосинузий вырубок определяются сохранностью напочвенного растительного покрова после разработки лесосеки. Если поверхность почвы и живой напочвенный покров вырубки не повреждаются, в почве продолжают существовать исходные, присущие лесу синузии почвенных водорослей, не меняется интенсивность их роста. На участках вырубки, где подстилка и минеральные горизонты почвы оказываются перемешанными в результате работы тракторов, происходит перестройка исходных синузий, обедняется их состав, но возрастает интенсивность роста водорослей. Полная смена сообществ почвенных водорослей отмечена на участках вырубок, где живой напочвенный покров и подстилка уничтожены и обнажены минеральные горизонты почвы. Здесь при отсутствии высших растений развиты поверхностные ценозы водорослей. Первичные ценозы характеризуются разнообразным видовым составом, присутствием случайных видов, низкой численностью водорослей. Постепенно формируются вторичные альгоценозы, в которых преобладают нитчатые формы зеленых и синезеленых водорослей, в том числе виды-азотфиксаторы. Принимая разнообразное участие в почвенных процессах, водоросли способствуют восстановлению свойств лесных почв, нарушенных при лесозаготовках.

Ниже приводится список водорослей подзолистой почвы сосняка и вырубок. В скобках указаны местообитания, где выявлен вид: 1 — сосняк вороничнобрусничный, подстилка; 2 — там же, подзол; 3 — 1—3-летняя вырубка, поверхность почвы не нарушена, подстилка; 4 — там же, подзол; 5 — 1—3-летняя вырубка, подстилка перемешана с минеральной частью почвы; 6 — 1—3-летняя вырубка, почва минерализована; 7 — 18-летняя вырубка, почва минерализована.

Cyanophyta: *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot (3), *Tolypothrix tenuis* Kütz. (6, 7), *Calothrix clavata* G. S. West (7), *C. elenkinii* Kossinsk. (7); *Bacillariophyta*: *Eunotia exigua* (Bréb) Rahb. (2), *Frustulia rhomboides* (Ehr.) de Tony var. *saxonica* (Rahb.) de Tony (6); *Xanthophyta*: *Preurochloris anomala* James (6, 7), *P. lobata* Pasch. (6, 7), *P. magna* B.-Peters. (6, 7); *Euglenophyta*: *Euglena mutabilis* Schmitz. (6); *Chlorophyta*: *Chlamydomonas acuta* Korsch. (3, 4), *Ch. asymmetrica* Korsch. (1, 2), *Ch. atactogama* Korsch. (1—7), *Ch. conferta* (1—4, 6), *Ch. debaryana* Corosch. (2), *Ch. elliptica* Korsch. (1, 2, 4—7), *Ch. globosa* Snow (1—7), *Ch. korschicoffi* Pasch. (4), *Ch. media* Klebs (1—4, 6), *Ch. minima* Korsch. (1—4, 6), *Ch. mucosa* (Korsch.) Pasch. (2—5), *Ch. oblonga* Anach. (1—4, 6), *Ch. oblongella* Lund (1—7), *Ch. parietaria* Dill. (2), *Ch. polychloris* Korsch. (3, 4), *Ch. regularis* Korsch. (2), *Ch. reinhardii* Korsch. (1—7), *Ch. sectilis* (1, 2), *Ch. snowiae* Printz (1—4, 6), *Ch. vulgaris* Anach. (4), *Carteria mirtifilis* (Fres.) Dill. (3), *Chlorococcum* sp. (1—7), *Chlorococcum hypnosporum* Starr (1), *Bracteacoccus minor* (Chodat) Petrova (1—7), *Dictyococcus irregularis* B.-Peters. (2—4, 6), *Kentosphaera bristolia* C. M. Smith (2), *Chlorohytrium paradoxum* (Klebs) G. S. West (6), *Characium acuminatum* A. Br. (6), *Ch. naegelii* A. Br. (3, 4), *Chlorella minutissima* Fott et Nováková (2—4, 7), *Ch. vulgaris* Beijer. (1—7), *Tetraedron minimum* (A. Br.) Hansg. (7), *Coccomyxa solorinae* Chodat (1—7), *Ankistrodesmus braunii* (Nag.) Collins (6), *Actinochloris sphaerica* Korsch. (1—4, 6), *Keratococcus bicaudatus* (A. Br.) B.-Peters. (2, 4, 5, 7), *Chlorosarcina minor* Gerneck. (1, 3, 4, 6), *Ulothrix subtilissima* Rabenh. (6, 7), *U. variabilis* Kütz. (6, 7), *Chlorhormidium dissectum* (Gay) Fareoqui (6, 7), *Ch. flaccidum* (Kütz.) Fott var. *flaccidum* (2—7), *Ch. flaccidum* (Kütz.) Fott var. *nitens* Menegh. em Klebs (2—7), *Gloeotila protogenita* Kütz. (6), *Stichococcus chodatii* (Bial.) Heer. (3—7), *S. minor* Näg. (1, 3, 4, 7), *Koliella sempervirens* (Chodat) Hindák (6), *Uronema confervicolum* Lagerh. (6), *Pleurastrum terrestre* Fritsch et John (4, 6), *Mesotaenium macrococcum* (Kütz.) Roy et Biss. (6), *Cylindrocystis brebissonii* Menegh. f. *brebissonii* (6), *C. brebissonii* Menegh. f. *minor* (W. et G. S. West) Kossinsk. (6), *C. crassa* De-Bary (6), *Cosmarium decedens* (Reinsch) Racib. (7).

ЛИТЕРАТУРА

Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 148 с. — *Голлербах М. М., Штина Э. А.* Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 143 с. — *Загуральская Л. М.* Микробиологические и биохимические свойства песчаных почв северной тайги и изменение их при вырубке леса. — В кн.: Влияние хозяйственных мероприятий на лесные почвы Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983, с. 129—141. — *Лазарева И. П., Зябченко С. С.* Воздействие лесозаготовительной техники на почву при рубке сосновых лесов. — В кн.: Влияние хозяйственных мероприятий на лесные почвы Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983, с. 112—129. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Смены синузий почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа. —

Бот. журн., 1963, т. 48, № 1, с. 42—53. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 256 с. — *Штина Э. А., Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 144 с.

Карельский филиал АН СССР,
Институт леса,
Петрозаводск.

Получено 10 I 1985.

УДК 581.9 (285.2) (23.03) (479)

Бот. журн., т. 71, № 6

В. В. Акатов

ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ЗАРАСТАНИИ ВЫСОКОГОРНЫХ ОЗЕР СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

V. V. AKATOV. MAIN TRENDS IN THE OVERGROWTH OF ALPINE LAKES IN THE NORTH-WESTERN CAUCASUS

Изложены результаты сравнительного анализа растительности более 150 высокогорных водоемов, процессы зарастания которых изучали косвенными методами в 1981—1984 гг. Рассмотрены основные направления гидросукцессий в альпийском и субальпийском поясах.

Процессы деградации водоемов из-за их зарастания являются, пожалуй, одними из самых динамичных в высокогорье; их изучение интересно как с фитоценотической, так и с физико-географической точек зрения. Однако растительность высокогорных озер и ее динамика изучены недостаточно: по Малому Кавказу опубликованы работы А. М. Барсегяна (1966, 1979), Д. А. Алиева (1968, 1973), Д. А. Алиева и Ф. А. Бабаева (1973); по Большому Кавказу — Н. А. Буша (1932), И. И. Тумаджанова (1948, 1959), К. Р. Кимеридзе (1965, 1966); по Карпатам — Т. Л. Андриенко (1972); по Западному Тянь-Шаню — Д. Абдуллаева и М. Абдиева (1976); по Алтаю — В. В. Ильина (1982).

В настоящей работе сделана попытка в какой-то мере восполнить пробел в наших знаниях относительно зарастания высокогорных озер северо-западной части Большого Кавказа. Приведены результаты сравнительного анализа растительности более 150 различных водоемов, расположенных на высотах 1600—2800 м над ур. м. в бассейнах рек Большая и Малая Лаба, Белая, Шахе и Мзымта. Сведения о водно-болотных растительных сообществах этого района имеются лишь в работах Р. А. Еленевского (1939, 1949), где кратко описаны некоторые высокогорные болота различного происхождения и охарактеризованы основные их типы.

Сбор фактического материала проводили маршрутным методом (при глубине водоема более 0.5 м — только с берега) с учетом особенностей изучения высшей водной растительности (Белавская, 1979; Катанская, 1981). В ходе обследования подробно описывали растительность водоемов, закладывали полосные трансекты, отмечали характер донных отложений, рельеф дна и глубину озерной котловины (по возможности), степень проточности и затененности озер, определяли температуру воды прибрежной части в момент обследования, отбирали пробы воды для химического анализа.

При изучении зарастания мы допускали, что в небольших и мелких водоемах пространственные экологические пояса водно-болотной растительности довольно хорошо соответствуют временно́й их смене (Смагин, 1984). При этом учитывали наличие в фитоценозах инициальных видов и видов, являющихся экологическими реликтами, а также жизненное состояние компонентов сообществ (Александрова, 1964).

Высокогорные озера Западного Кавказа по питанию, водному и гидротермическому режимам можно разделить на два типа: альпийский и субальпийский (Ефремов, 1981).

Озера альпийского типа являются преимущественно каровыми. Они мелководны, площадь их водной поверхности невелика. Эти водоемы продолжительное время находятся подо льдом, для них характерно преобладание обратной температурной стратификации (8—10 мес), питание от таяния льда и снежников, низкая минерализация вод. По термическому режиму они относятся к полярным озерным водоемам (Ефремов, 1981).

Из-за суровости экологических условий растительность альпийских озер развита слабо, их зарастание идет медленно, в основном *Carex dacica* и главным образом видами гипновых мхов (*Hylocomium pyrenaicum* (Spruce) Lindb., *Bryum pallens* Sw., *Didimodon tophaceus* (Brid.) Lur., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Sphagnum tenellum*, *S. auriculatum* Schimp.).[1] Настоящие гидрофиты отсутствуют. Затягивание акватории *Carex dacica* происходит путем образования дерновинно-наддонных или при наличии иловой прослойки дерновинно-надиловых сплавин, которые в дальнейшем заселяют гигро- и мезофильные виды растений, поступающие из окружающих водоем фитоценозов. Интенсивность заболачивания альпийских озер в наибольшей степени определяется температурой воды в прибрежной части водоема, морфологией озерной котловины и степенью проточности или скоростью накопления аллювиальных отложений.

Процессы зарастания полностью отсутствуют в озерах, расположенных выше 2600 м над ур. м., а также в затененных озерах на более низких высотах. В пределах высот 2450—2550 м малопроточные озера обычно по краю имеют полосу болотной растительности шириной в 1—7 м. Зарастание наиболее интенсивно происходит в проточных водоемах на нижнем пределе альпийского пояса. Сукцессионный ряд при этом состоит всего из двух стадий: стадии *C. dacica* и стадии *Nardus stricta*. Как пример зарастания непроточных озер приведем краткое описание одного из них, расположенного в окрестностях горы Юха (истоки р. Луганки, бассейн р. Малой Лабы).

Высота 2535 м над ур. м. Размер озера 100×80 м. Дно в прибрежной части преимущественно каменистое, его уклон небольшой. Глубина у берегов 0.15—0.3 м; они образованы осыпным и моренным материалом, в различной степени покрытым растительностью. Вода озера характеризуется низкой минерализацией (50.4 мг/л), почти нейтральной активной реакцией среды (pH 7.5) и незначительным содержанием биогенных элементов (аммонийного и нитратного азота — соответственно 0.002 и 0.09 мг N/л, минерального фосфора — 0.003 мг P/л).[2] Зарастание незначительно и происходит только с западного берега дерновинами *Carex dacica* и некоторыми видами мхов (*Brachythecium* sp., *Bryum pallens*, *Didymodon tophaceus*). На осоковых дерновинах произрастают растения, многие из которых характерны для альпийских лугов: *Ranunculus oreophylus*, *Phleum alpinum*, *Luzula multiflora* (Retz.) Lej., *Nardus stricta*, *Primula auriculata* и др. На отдельных участках полоса этой растительности имеет ширину до 5 м. Для ее изучения перпендикулярно береговой линии был заложен полосный трансект длиной 5 и шириной 0.5 м, где на 10 примыкающих друг к другу площадках отмечали виды растений и степень их участия в фитоценозе. Анализ этого трансекта (см. таблицу) показывает, что вдоль него наблюдается небольшое изменение видового состава сообществ. В настоящее время сукцессионный процесс находится на первой стадии. По увеличению проективного покрытия *Nardus stricta* можно предположить начало формирования торфянистого белоусового луга. Здесь мы имеем дело лишь с инициальной фазой этой стадии.

Современные белоусники, окружающие альпийские водоемы, в большинстве своем не являются результатом автогенных смен. Это в основном прибрежные сообщества. Однако активное проникновение белоуса на осоковые болота говорит о тесной связи между ними.

В качестве примера зарастания проточных озер, расположенных на нижнем пределе альпийского пояса, приводим план растительности одного из них (рис. 1).

Субальпийские озера относятся к субполярным водоемам. Время их нахождения подо льдом колеблется от 6 до 9 мес, в летний период преобладает

---

[1] Все мхи, упомянутые в работе, определены Н. И. Ситниковой, за что автор выражает ей благодарность.

[2] Анализы воды выполнены сотрудниками гидрохимической лаборатории Кавказского биосферного заповедника С. Ю. Береговой и Е. А. Кабиной.

Изменение проективного покрытия видов вдоль трансекта

Вид	№ площадки									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Carex dacica Heuff.	3	3	3	3	2	3	4	3	3	2
Nardus stricta L.	2	2	2	2	2	3	3	3	3	2
Primula auriculata Lam.	3	4	4	3	3	3	4	3	3	2
Ranunculus baidarae Rupr.		2		2	1	2	1	1	1	2
Pedicularis nordmanniana Bunge		2		2		2	1			
Phleum alpinum L.	1									
Cerastium cerastioides (L.) Britt.	1			1						
Taraxacum crepidiforme DC.		1	1	1	2		1	1		
Sphagnum tenellum (Brid.) Brid.		5		5						
Gentiana djimilensis C. Koch		1								
Cirsium simplex C. A. Mey.					1			2	2	3
Brachytecium sp.										3
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.										1
Briza marcowiczii Woronow								1		

Примечание. Использовали пятибалльную шкалу проективного покрытия, %: 1 — 0—5, 2 — 6—15, 3 — 16—25, 4 — 26—50, 5 — свыше 50, предложенную уфимскими геоботаниками (Миркин, Розенберг, 1978).

режим прямой температурной стратификации, в питании принимают участие снеговые, дождевые и родниковые воды (Ефремов, 1981). Более благоприятные условия для существования растений в этих озерах по сравнению с альпийскими обусловливают более сильную развитость водно-болотной растительности, большее разнообразие ее форм.

Основными эдификаторами зарастающих озер в субальпийском поясе являются две осоки: широко распространенная и на альпийских озерах *Carex dacica* и не поднимающаяся выше 2400 м над ур. м. *C. rostrata* Stokes.

Осокой дакийской затягиваются хорошо проточные олиготрофные озера, питающиеся водами преимущественно снегового происхождения. Способ зарастания осокой субальпийских водоемов такой же, как и альпийских. Наиболее интенсивно процесс формирования болотной растительности происходит в дельтовой зоне. Часто в образовании дерновинных сплавин принимают участие другие осоки (*Carex canescens* L., *C. echinata* Murr., *C. paupercula* Michx.) и некоторые мхи (*Sphagnum tenellum*, *Calliergon stramineum* и др.), но обычно лишь в качестве примеси. Эти сплавины заселяют как болотные растения, так и виды, характерные для обычных и переувлажненных альпийских и субальпийских лугов (*Phleum alpinum*, *Carum caucasicum* (Bieb.) Boiss., *Veronica gentianoides* Vahl, *Trifolium rytidosemium* Boiss. et Hohen., *Taraxacum crepidiforme*, *Nardus stricta*, *Eryophorum vaginatum* L., *E. polystachion* L., *Juncus filiformis* L. и др.). Дальнейшее развитие растительности так же, как и в альпийском поясе, идет в сторону образования заторфованного белоусового луга, однако через промежуточную стадию, характеризующуюся доминированием *Deschampsia cespitosa*. Последний вид начинает появляться еще в нижнеальпийском поясе. Сопутствующие ему виды представлены уже на первой стадии в значительной степени луговыми элементами и в ходе сукцессии сменяются мало.

Carex rostrata — практически единственное корневищное растение, формирующее надводные и надиловые сплавины в высокогорных районах. Иногда в образовании сплавин активное участие может принимать *C. limosa*. Пионеры зарастания северных равнинных озер — *Comarum palustre* L. и *Menyanthes trifoliata* L. — в высокогорье Северо-Западного Кавказа встречаются крайне редко.

Сплавинообразование начинается с самой мелководной части озера. Подветренность берега из-за небольших размеров водоемов и высоты окружающих склонов не имеет большого значения. Кроме образования сплавин, *Carex rostrata* может участвовать в зарастании водоемов посредством укоренения на дне. Продвижению сплавины или осоковых зарослей к центру озера предшествует

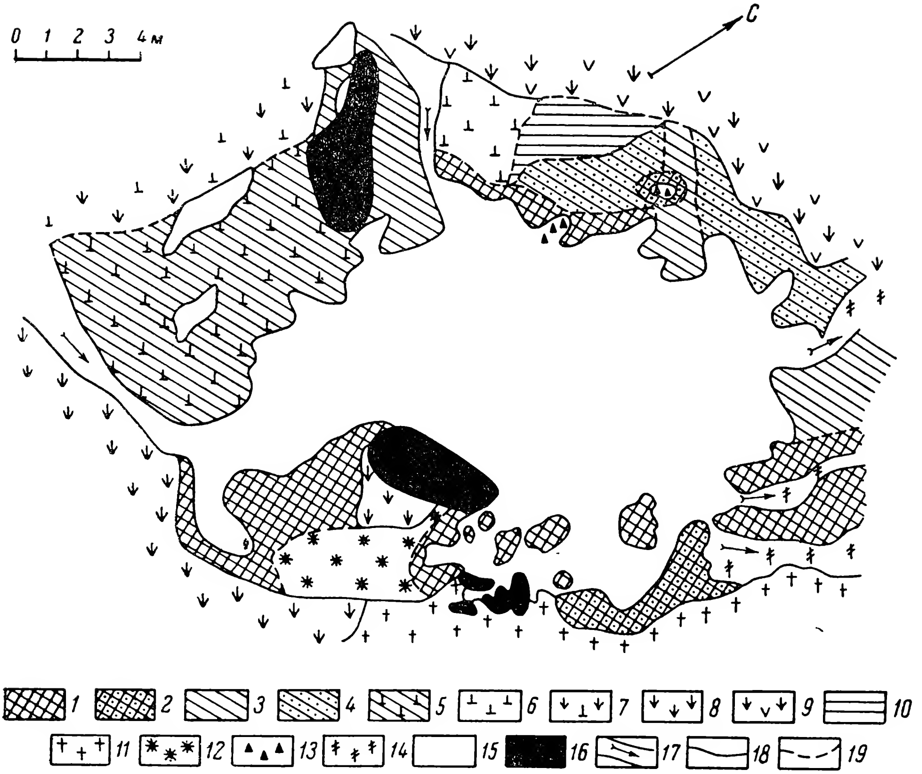


Рис. 1. План растительности альпийского проточного озера (истоки р. Луганки, высота 2440 м над ур. м.).

Сообщества: *1* — маловидовое Carex dacica (4—5 видов), *2* — маловидовое Carex dacica — Bryum sp. (Calliergon stramineum) (5 видов), *3* — многовидовое Carex dacica (9—10 видов), *4* — многовидовое Carex dacica — Cratoneurum decipiens (9—10 видов), *5* — Carex dacica+Primula auriculata — Sphagnum auriculatum, *6* — Primula auriculata, *7* — Nardus stricta+Primula auriculata, *8* — Nardus stricta, *9* — Nardus stricta+Deschampsia cespitosa, *10* — Deschampsia cespitosa, *11* — Ranunculus oreophilus+Taraxacum crepidiforme; заросли: *12* — *Carex dacica* (проективное покрытие 60 %), *13* — *Juncus filiformis*, *14* — *Cardamine uliginosa*, *15* — свободная вода, *16* — выход коренной породы, *17* — ручей, *18* — отчетливая граница, *19* — размытая граница.

заполнение его котловины торфянистыми моховыми отложениями, образованными погруженным мхом *Calliergon cardifolium* (Hedw.) Kindb. Наибольшее число водоемов, зарастающих подобным способом, сосредоточено на высокогорных массивах Ачишхо и Большая Чура. Это в основном суффозионные озера с глубиной более 2 м и площадью до 1 га, расположенные в полосе верхнего предела леса (1600—2000 м над ур. м.). Для них характерны непроточность и преимущественно дождевое питание. Их воды очень слабо минерализованы (11.6—15.5 мг/л), характеризуются кислой реакцией (pH 5.35—5.80), содержат незначительное количество биогенных элементов. После затягивания осокой всего или большей части водоема начинается формирование мохового яруса с господством *Sphagnum teres* (Schimp.) Aongstr.

В настоящее время у 22 % озер, зарастающих *Carex rostrata*, она занимает менее 70 % площади их водной поверхности; 56 % водоемов находятся на стадии осокового болота с формирующимся моховым ярусом (его проективное покрытие 10—70 %); 22 % водоемов представляют собой осоково-моховые болота с однотипной структурой растительности. Вся их центральная часть занята осоково-моховой формацией с травяным ярусом лишь из *C. rostrata* и *C. canescens*, к которым по периферии примешивается *Juncus filiformis*. Если водоем имеет резко выраженную овальную форму, то узкие его стороны заняты сообществом с доминированием *Carex dacica*. Прибрежные фитоценозы представлены щучниками.

Дальнейшее развитие растительности этих водоемов идет по пути внедрения в нее *Deschampsia cespitosa*. Из-за относительной молодости и удаленности от

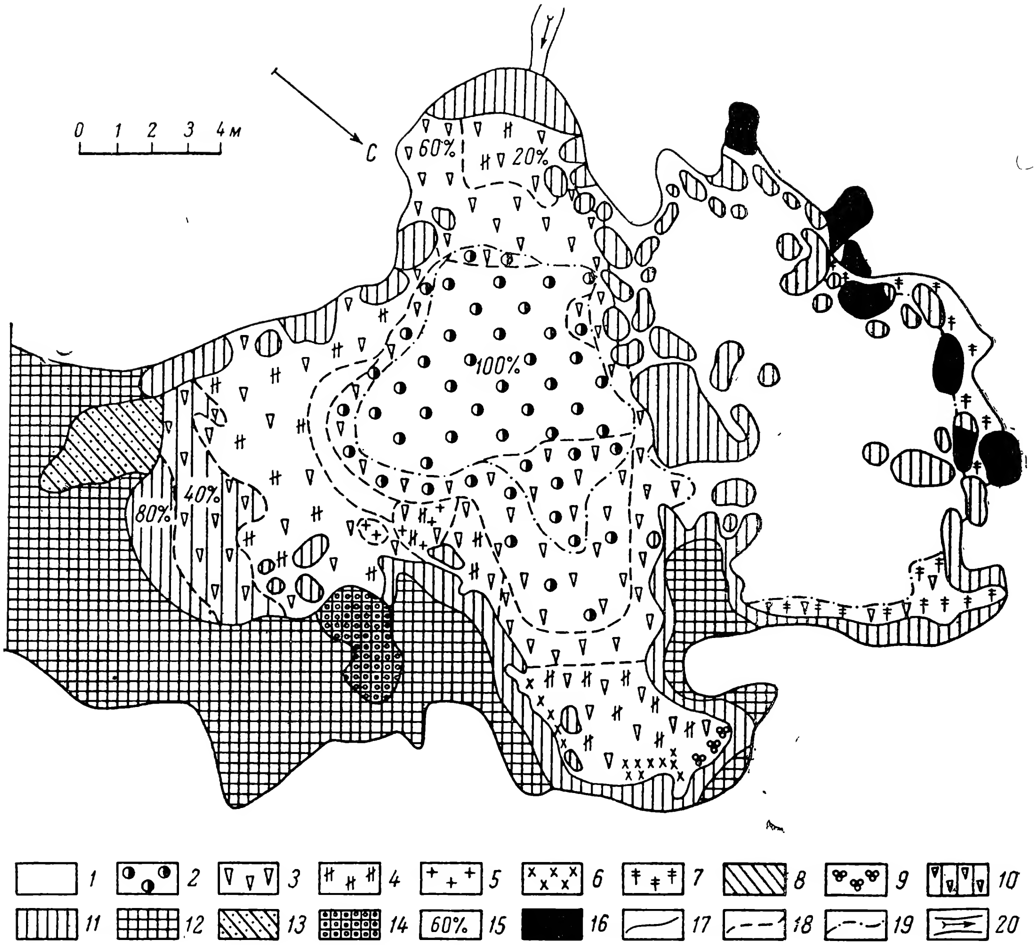


Рис. 2. План растительности субальпийского озера (восточный склон горы Фишт, высота 1740 м над ур. м.).

1 — свободная вода; заросли: *2* — *Potamogeton alpinus*, *3* — *Equisetum palustre*, *4* — *Eleocharis leptostylopodiata*; *5* — *Carex dacica*, *6* — *Callitriche verna*, *7* — *Cardamine uliginosa*, *8* — дерновины *Carex canescens*, *9* — *Salix* sp., *10* — дерновины *Carex dacica* в воде (проективное покрытие 40 %) с *Equisetum palustre* между ними, *11* — дерновины *Carex dacica*; сообщества: *12* — Carex dacica+Deschampsia cespitosa, *13* — Carex canescens, *14* — Salix sp. — Carex dacica+Deschampsia cespitosa; *15* — проективное покрытие; *16* — выходы породы; границы: *17* — между сообществами растений, а также между ними и зарослями воздушно-водных растений, *18* — между зарослями водных растений и их агрегациями; *19* — предел распространения зарослей воздушно-водных растений; *20* — небольшой приток воды.
По оси абсцисс — стадии сукцессии.

более крупных и древних болотных массивов видовое богатство сообществ остается очень низким.

Более богаты видами сообщества осоки вздутой, сформированные в результате зарастания древних ледниковых водоемов. В их составе отмечены такие растения, как *Carum caucasicum*, *Cirsium simplex* C. A. Mey., *Swertia iberica* Fisch. et C. A. Mey., *Eriophorum polystachion*, *E. vaginatum*, *Primula auriculata*, *Orchis incarnata* L., *Parnassia palustris* L. и другие виды, редко *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre* и *Pinguicula vulgaris* L. Обобщенный ряд гидросерии, выявленный на озерно-болотных комплексах в верховье р. Уруштен и на Луганском перевале, имеет следующий вид.

Стадии 1 и 2 — формирование сообществ Carex rostrata—Sphagnum teres.

Стадия 3. Carex rostrata+Carex limosa—Sphagnum teres. Характеризуется появлением осок *C. limosa*, *C. canescens*, *C. echinata*, а также некоторых видов разнотравья — *Pedicularis nordmanniana*, *Carum caucasicum* и др.

Стадия 4. Carex rostrata+Carex limosa+Primula auriculata—Sphagnum teres. Удельный вес группы разнотравья увеличивается, появляются также *Carex dacica*, *Nardus stricta*.

Стадия 5. Nardus stricta+Carex dacica+Carex rostrata—Sphagnum nemoreum. Наблюдается переход к сообществам с доминированием *Nardus stricta.*

Стадия 6. Nardus stricta.

Сукцессия идет аналогично и в случае, если моховую синузию образуют не сфагновые, а гипновые мхи (*Drepanocladus sendtneri* (Schpz.) Warnst., *Cratoneurum decipiens* (De Not.) Loeske, *Polytrichum alpinum* Hedw. и др.).

В большинстве районов Северо-Западного Кавказа, кроме водных мхов (*Calliergon cardifolium*, *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Moenk. и др.), настоящие гидрофиты из-за своей редкости в зарастании озер большой роли не играют. В небольших водоемах повсеместно встречается лишь *Callitriche verna* L. Известны единичные местонахождения *Potamogeton praelongus* Wilf., *P. berchtoldii* Fieb. и *Vallisneria spiralis* L. Исключением являются неглубокие, хорошо прогреваемые водоемы (летом температура воды часто превышает 20 °C) с ложем блюдцеобразной формы, расположенные на склонах Фишт-Оштенского известнякового массива, и гора Гузерипль в верховье р. Белой (высоты 1700—1850 м над ур. м.). Влияние карбонатных пород, а также интенсивный выпас скота в их зоне существенно сказались на химическом составе воды этих озер (минерализация воды различных водоемов, по нашим данным, — 83—532 мг/л, pH 7.13—8.56, содержание аммонийного и нитратного азота в сумме 0.324—0.728 мг N/л, минерального фосфора — 0.005—0.032 мг P/л) и соответственно на их растительности. Группа произрастающих в них водных растений представлена семью видами гидатофитов (*Potamogeton alpinus* Bald., *P. pectinatus* L., *P. filiformis* Pers., *P. berchtoldii*, *Callitriche verna*, *Calliergon cardifolium*, *Chara* sp.) и одним — нейстофитом *Lemna minor* L. Все указанные растения образуют преимущественно чистые одновидовые заросли, расположенные мозаично.

Более широко представлена здесь и группа воздушно-водных растений. Кроме осок и ситников, в зарастании этих озер принимают участие *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., *Eleocharis leptostylopodiata* Zinserl., *Equisetum palustre* L. В водоемах они образуют чистые, либо смешанные 2—3-видовые заросли, имеющие в основном поясное распределение. Профиль зарастания водоемов этого района следующий. Центр озера занят погруженной растительностью. На глубинах менее 0.7 м располагаются заросли *E. palustre.* На глубине менее 0.4 м к нему присоединяется *Eleocharis leptostylopodiata* и образуются смешанные заросли. По периферии водоем окольцован осокой дакийской и сообществом Carex dacica+Deschampsia cespitosa. Такое распределение поясов макрофитов представлено на плане водно-болотной растительности одного из озер (рис. 2).

Увеличение видового разнообразия водной растительности в водоемах этого района ведет к удлинению сукцессионного ряда и увеличению числа различных его вариаций, однако конечный результат гидросукцессии остается тем же — осочник, эволюционирующий в сторону заторфованного луга. Только в некоторых непроточных, наиболее мелких озерцах с хорошо развитыми зарослями погруженных и воздушно-водных растений характер процесса может измениться. Это наблюдается в том случае, когда заполнение озерной котловины растительными остатками и аллохтонным материалом происходит быстрее, чем скорость затягивания ее дерновинами осок. После того как заросли воздушно-водных растений вытеснят погруженную растительность, займут весь водоем и он постепенно обмелеет, начинается параллельное развитие всех растительных полос, а также прибрежно-водных сообществ в сторону луговых фитоценозов.

В качестве примера приводим краткое описание двух расположенных рядом водоемов. Размер каждого из них 10×10 м. В центре одного — окно свободной воды (2.5×5.5 м), на дне которого произрастает *Potamogeton filiformis.* Вокруг окна — заросли *Eleocharis leptostylopodiata* с примесью *Carex rostrata*; далее расположены полосы растительности с доминированием *Carex dacica* и *Deschampsia cespitosa.* Центр другого занят зарослями *Eleocharis leptostylopodiata* с примесью луговых видов *Alchemilla* sp. и *Polygonum carneum.* Открытой воды нет. Полосы *Carex dacica* и *Deschampsia cespitosa* затягиваются тем же видом. Дерновины этих растений угнетены.

В заключение можно сказать следующее. Интенсивность зарастания высокогорных озер в первую очередь определяется их термическим режимом, морфологией котловин и степенью проточности, а направление и характер процесса — гидрохимическим составом вод.

Зарастание озер альпийского пояса происходит посредством очень медленного образования осокой дакийской и мхами наддонных или надиловых сплавин. Сукцессионный ряд сильно укорочен.

По мере снижения высоты над уровнем моря термический режим озер становится все более благоприятным, а влияние их гидрохимических особенностей на характер водной растительности усиливается. В субальпийском поясе в зарастании водоемов, кроме *Carex dacica*, принимают участие *C. rostrata* и ряд других гелофитов, а в отдельных случаях — и гидрофиты. При этом происходит усложнение серийного ряда за счет увеличения числа направлений смен и появления новых промежуточных стадий на каждом из этих направлений.

Промежуточным этапом рассмотренных выше гидросерий является болотная растительность, для сообществ которой характерны бедный флористический состав и незначительное число специализированных форм. В результате проникновения все большего числа растений, участвующих в сложении окружающих водоем фитоценозов, происходит формирование заторфованных лугов обычно с доминированием *Nardus stricta* и (или) *Deschampsia cespitosa*. Эти виды являются естественными эдификаторами прибрежно-водных растительных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Динамика растительного покрова. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. Л.: Наука, 1964, с. 300—451. — *Абдуллаев Д., Абдиев М.* Ботаническая характеристика озер Сары-Челекского заповедника. — В кн.: Физиологические и биохимические аспекты культивирования водорослей и высшей водной растительности в Узбекистане. Ташкент, 1976, с. 131—139. — *Алиев Д. А.* Материалы к флоре и растительности высокогорных озер северной и центральной части Малого Кавказа. — Учен. зап. Аз. ин-та бот., сер. биол., 1968, № 1, с. 3—9. — *Алиев Д. А.* Некоторые результаты изучения флоры и растительности пресных водоемов Азербайджана. — Учен. зап. Аз. ин-та бот., сер. биол., 1973, № 3, с. 24—28. — *Алиев Д. А., Бабаев Ф. А.* Флора и растительность озер Большого и Малого Алагеля. — Учен. зап. Аз. ин-та бот., сер. биол., 1973, № 2, с. 35—42. — *Андриенко Т. Л.* Сравнительная характеристика растительности горных болот Украинских Карпат и Кавказа. — Укр. бот. журн., 1972, т. 29, № 6, с. 731—736. — *Барсегян А. М.* К познанию водно-болотной флоры и растительности горных районов Армении. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 9, с. 1330—1338. — *Барсегян А. М.* К познанию флоры и растительности высокогорных озер Армении. — Проблемы ботаники, 1979, т. 14, с. 62—66. — *Белавская А. П.* К методике изучения водной растительности. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 1, с. 32—41. — *Буш Н. А.* О болотах озерного происхождения в Балкарии и Дигории. — Тр. Бот. муз. АН СССР, 1932, т. 25, с. 7—15. — *Еленевский Р. А.* Горнолуговые этюды Кавказского заповедника. — В кн.: Тр. Кавказ. гос. заповед., 1939, вып. 2, с. 127—163. — *Еленевский Р. А.* Азмычское высокогорное болото Западного Кавказа. — В кн.: Науч.-метод. зап., 1949, вып. 12, с. 334—339. — *Ефремов Ю. В.* Закономерности возникновения, распространения и эволюции горных озер Западного Кавказа: Автореф. дис. . . . канд. геогр. наук. Л., 1981. 22 с. — *Ильин В. В.* Флора и растительность Манжерокского озера (Алтай). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 210—220. — *Катанская В. М.* Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. — *Кимеридзе К. Р.* К геоботаническому изучению альпийских осоковых болот на Большом Кавказе. — В кн.: Биоэкология и фитоценология. Тбилиси: Ин-т бот. АН ГССР, 1965, с. 73—76. — *Кимеридзе К. Р.* К вопросу закономерности распространения болотной растительности на Кавказе. — В кн.: Сообщ. АН ГССР, 1966, т. 43, № 2, с. 439—446. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Фитоценология. М.: Наука, 1978. 211 с. — *Смагин В. А.* Смены растительности при зарастании мелких озер под влиянием антропогенных факторов. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 6, с. 827—833. — *Тумаджанов И. И.* Очерк болотной растительности долины Теберды. — Тр. Тбил. ин-та бот., 1948, т. 12, с. 17—55. — *Тумаджанов И. И.* К истории растительных ландшафтов западной части Скалистого хребта.— Тр. Тбил. ин-та бот., 1959, т. 20, с. 363—410.

Кавказский государственный заповедник.

Получено 26 IX 1984.

УДК 582.245.4 (571.65)

Г. В. Кузьмин, В. А. Кузьмина

ВИДЫ РОДА *MALLOMONAS* (*CHRYSOPHYTA*) ИЗ ВОДОЕМОВ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

G. V. KUZMIN, V. A. KUZMINA. SPECIES OF THE GENUS *MALLOMONAS* (*CHRYSOPHYTA*) FROM THE WATER RESERVOIRS OF MAGADAN DISTRICT

Впервые для азиатской части СССР по данным электронной микроскопии приводятся 17 видов и 2 разновидности водорослей рода *Mallomonas*, найденных в водоемах и водотоках Ольского, Тенькинского, Ягоднинского и Анадырского районов Магаданской обл. и в окрестностях г. Магадана.

Современная систематика рода *Mallomonas* Perty основывается исключительно на морфологическом строении чешуек панциря как наиболее стабильном признаке и требует обязательного применения электронного микроскопа (Матвiєнко, 1965; Балонов, Кузьмин, 1975а). Этим во многом объясняется слабая изученность рода во флоре СССР. Так, из 45 видов, известных по данным световой микроскопии, с помощью электронного микроскопа подтверждено всего 8, причем исследованы виды европейской части СССР. В азиатской части СССР такие работы до последнего времени не проводились (Кузьмина, Кузьмин, 1983).

Материал, собранный в водоемах и водотоках Ольского, Тенькинского, Ягоднинского и Анадырского районов Магаданской обл. и в окрестностях г. Магадана, изучали с помощью электронных микроскопов BS-613 и BS-242E. Сбор, обработку и подготовку проб к электронной микроскопии делали по принятым методикам (Балонов, Кузьмин, 1974; Кузьмин, 1975).

Все найденные нами виды точно соответствовали диагнозам, составленным по данным электронной микроскопии (Asmund, 1955, 1956, 1959; Harris, Bradley, 1957, 1960; Fott, 1962; Harris, 1967; Балонов, Кузьмин, 1975а, б; Балонов, 1978, 1979).

Род *Mallomonas* Perty, 1852 : 170

Series *Tripartitae* Harris et Bradley, 1960 : 752

1. *M. acaroides* Perty emend. Fott. var. *acaroides* Fott, 1962 : 78, tab. I, IIa.

Анадырский р-н: оз. Майорское (табл. I, *1*).

2. *M. acaroides* var. *striatula* Asmund, 1959 : 28, fig. 27—29.

Анадырский р-н: оз. Майорское, полигональные болота в среднем течении р. Анадырь (табл. I, *2*).

3. *M. acaroides* var. *echinospora* (Nygaard) Fott, 1962 : 78, tab. IIb.

Анадырский р-н: оз. Майорское (табл. I, *3*).

4. *M. crassisquama* (Asmund) Fott, 1962 : 79, tab. IV.

Ольский р-н: р. Яма, пойменные водоемы. Тенькинский р-н: переходные болота, старичные и термокарстовые озера в верхнем течении р. Колымы. Ягоднинский р-н: оз. Джека Лондона. Анадырский р-н: оз. Майорское, р. Анадырь. Окрестности г. Магадана (табл. I, *4*).

5. *M. tonsurata* Teiling. — Asmund, 1959 : 10—14, fig. 1—9.

Ольский р-н: р. Яма, оз. Чистое. Техническое водохранилище Магаданской ТЭЦ (табл. I, *5*).

6. *M. monograptus* Harris et Bradley, 1960 : 759—761, fig. 3, 4, 6; tab. 2, fig. 15—17.

Тенькинский р-н: р. Колыма. Ягоднинский р-н: оз. Джека Лондона (табл. I, *6*).

7. *M. elongata* Reverdin. — Asmund, 1959 : 21, fig. 19—21.

Тенькинский р-н: старичные озера в пойме р. Колымы (табл. I, *7*).

8. *M. striata* Asmund, 1959 : 38, fig. 34—37.

Анадырский р-н: оз. Майорское, гумифицированные озера Среднего Анадыря, ручьи. Временные водоемы окрестностей г. Магадана (табл. I, *8*).

9. *M. cratis* Harris et Bradley, 1960 : 762—763, pl. 3, fig. 18, 23, 24, 26, 27.

Техническое водохранилище Магаданской ТЭЦ (табл. I, *9*).

10. *M. papillosa* (Harris et Bradley) Harris, 1967 : 185, fig. 1, 2, 4; pl. I, fig. 1, 2.

Ягоднинский р-н: оз. Джека Лондона. Анадырский р-н: гумифицированные озера поймы Среднего Анадыря (табл. I, *10*).

11. *M. annulata* Harris, 1967 : 188, fig. 6—8; pl. 3, fig. 7—10; pl. 4, fig. 11.

Техническое водохранилище Магаданской ТЭЦ (табл. II, *1*).

Series *Planae* Harris et Bradley, 1960 : 752

12. *M. caudata* Iwan. — Asmund, 1955 : 163—168, fig. 1—3.

Тенькинский р-н: старичные озера в пойме р. Колымы. Анадырский р-н: гумифицированные озера поймы Среднего Анадыря (табл. II, *2*).

13. *M. punctifera* Korsch. — Балонов, Кузьмин, 1975б : 1291—1293, рис. 2, 3; табл. II, 1—6; III, 1—5.

Ольский р-н: р. Яма, ручей с болота. Тенькинский р-н: старичные озера в пойме р. Колымы. Ягоднинский р-н: оз. Джека Лондона. Анадырский р-н: оз. Майорское, старичные и термокарстовые озера Среднего Анадыря. Техническое водохранилище Магаданской ТЭЦ (табл. II, *3*).

14. *M. heterospina* Lund. — Asmund, 1956 : 75—78, fig. 1—5.

Ольский р-н: ручей с болота в пойме р. Ямы. Техническое водохранилище Магаданской ТЭЦ (табл. II, *4*).

15. *M. multiunca* Asmund, 1956 : 78—81, fig. 6—8.

Тенькинский р-н: осоково-сфагновое болото в пойме р. Верхней Колымы (табл. II, *5*).

16. *M. hamata* Asmund, 1959 : 42, fig. 38—41.

Анадырский р-н: оз. Майорское, р. Анадырь (табл. II, *6*).

Series *Torquatae* Harris et Bradley, 1960 : 752

17. *M. pumilio* Harris et Bradley, 1957 : 45, pl. III, fig. 3, 4.

Техническое водохранилище Магаданской ТЭЦ (табл. II, *7*).

Isolated species Harris et Bradley, 1960 : 753

18. *M. insignis* Penard. — Балонов, 1978 : 88—90, рис. 11, табл. IX, в—ж.

Тенькинский р-н: термокарстовые озера поймы р. Верхней Колымы. Анадырский р-н: термокарстовое озеро в пойме Среднего Анадыря (табл. II, *8*).

19. *M. acrocomos* Ruttner. — Asmund, 1956 : 82—84, fig. 11—15.

Техническое водохранилище Магаданской ТЭЦ. Анадырский р-н: оз. Майорское (табл. II, *9*).

ЛИТЕРАТУРА

Балонов И. М. Виды рода *Mallomonas* Perty (*Chrysophyta*) в водоемах бассейна Волги. — В кн.: Биология и систематика низших организмов. Л.: Наука, 1978, с. 76—102. — *Балонов И. М.* Золотистые водоросли сем. *Synuraceae* Lemm. водоемов Карелии. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 3—26. — *Балонов И. М., Кузьмин Г. В.* Методика подготовки кремниевых фрагментов водорослей к электронной микроскопии. — В кн.: V конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Тез. докл. Ашхабад, 1974, ч. 1, с. 33—34. — *Балонов И. М., Кузьмин Г. В.* Электронно-микроскопическое изучение видов рода *Mallomonas* Perty (*Chrysophyta*) из водохранилищ волжского каскада. I. Series *Tripartitae* Harris et Bradley. — Бот. журн., 1975а, т. 60, № 8, с. 1142—1146. — *Балонов И. М., Кузьмин Г. В.* Электронно-микроскопическое изучение видов рода *Mallomonas* Perty (*Chrysophyta*) из водохранилищ волжского каскада. II. Series *Planae* Harris et Bradley. — Бот. журн., 1975б, т. 60, № 9, с. 1289—1296. — *Кузьмин Г. В.* Фитопланктон. Видовой состав и обилие. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975, с. 73—87. — *Кузьмина В. А., Кузьмин Г. В.* Первые сведения о золотистых водорослях сем. *Synuraceae* Lemm. Магаданской области. — В кн.: Биологические проблемы Севера: Тез. докл. X Всес. симп., ч. 2. Магадан, 1983, с. 258—259. — *Матвієнко О. М.* Визначник прісноводних водоростей Української РСР. III. Частина 1. Золотисті водорості — *Chrysophyta*. Київ: Наук. думка, 1965. 365 с. — *Asmund B.* Electron microscope observations on *Mallomonas caudata* and some remarks on its occurrence in four Danish ponds. I. — Bot. Tidsskr., 1955, vol. 52, p. 163—168. — *Asmund B.* Electron microscope observations on *Mallomonas* species and remarks on their occurrence in some Danish ponds. II. — Bot. Tidsskr., 1956, vol. 53, p. 75—86. — *Asmund B.* Electron microscope observations on *Mallomonas* species and remarks on their occurrence in some Danish ponds and lakes. III. — Dansk Bot. Arkiv, 1959, vol. 18, N 3, p. 1—50. — *Fott B.* Taxonomy of *Mallomonas* based on electron micrographs of scales. — Preslia, 1962, vol. 34, p. 69—84. —

Harris K. Variability in *Mallomonas.* — J. Gen. Microbiol., 1967, vol. 46, N 22, p. 185—191. — *Harris K., Bradley D. E.* An examination of the scales and bristles of *Mallomonas* in the electron microscope, using carbon replicas. — J. Roy. Microscop. Soc., 1957, vol. 76, N 1—2, p. 37—46. — *Harris K., Bradley D. E.* A taxonomic study of *Mallomonas.* — J. Gen. Microbiol., 1960, vol. 22, N 3, p. 750—777. — *Perty M.* Zur Kenntnis kleinster Lebensformen nach Bau, Funktionen, Systematik mit Spezialverzeichnis der in der Schweiz beobachteten. — Bern, 1852. 170 S.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 29 XII 1984.

УДК 582.682.4

Бот. журн., т. 71, № 6

А. Д. Михеев

ВИДЫ СЕКЦИИ *RHOEADIUM* РОДА *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

A. D. MIKHEYEV. SPECIES OF THE SECTION *RHOEADIUM* OF THE GENUS *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) IN THE NORTH CAUCASUS

На основании многолетних наблюдений в природе за видами секции *Rhoeadium* рода *Papaver* предлагается деление этой секции на две: *Rhoeadium* sensu str. и *Dubia*. Даются ключ для определения видов названных секций и краткий латинский диагноз нового вида *Papaver alberti*.

Представители различных секций рода *Papaver* L. все чаще становятся предметом прикладных исследований, особенно в связи с поисками биологически активных химических соединений, в первую очередь алкалоидов. Это относится и к таксономически наименее изученной секции *Rhoeadium* Spach (=*Orthorhoeades* Fedde).[1]

Объем секции *Rhoeadium* с Северного Кавказа фактически не менялся с первой половины прошлого века до настоящего времени. Ф. К. Биберштейн (Bieberstein, 1808, 1819) приводил для этого региона четыре вида — два линнеевских (*P. rhoeas* L. и *P. dubium* L.) и два им описанных (*P. arenarium* Bieb. с Терека и *P. laevigatum* Bieb. из Одессы и района Кавказских Минеральных Вод). В 1837 г. Ф. Б. Фишер и К. А. Мейер описали из Закавказья *P. commutatum* Fisch. et Mey., имеющий также широкое распространение в Дагестане. В дальнейшем авторы, занимавшиеся обработкой семейства маковых, приводили для Северного Кавказа только вышеназванные 5 (Липский, 1899; Попов, 1937; Гроссгейм, 1950; Галушко, 1978) или даже 3 вида, например Н. А. Буш (1905), не признававший самостоятельности *P. commutatum* и *P. laevigatum.* А. А. Гроссгейм (1950) и А. И. Галушко (1978) указывали еще *P. bipinnatum* C. A. Mey., но это растение, вероятно, только изредка заносится в приморские районы Дагестана.

Наблюдения в природе за видами секции *Rhoeadium* Северного Кавказа привели нас к следующим двум выводам:

1. Виды секции *Rhoeadium* четко делятся по биологическим и сопряженным с ними морфологическим признакам на две группы: автогамные и аллогамные.
2. Первые (мы предлагаем объединить их в новую секцию) представлены не двумя, а по крайней мере шестью симпатричными расами видового ранга.

Разделение секции *Rhoeadium* на две группы, на наш взгляд, можно обосновать различными эволюционными потенциями исходных таксонов. Формирование и адаптация видов одной группы (*P. arenarium*, *P. bipinnatum*, *P. chelidoniifolium* Boiss. et Buhse, *P. commutatum*, *P. rhoeas*, *P. schelkownikowii*

---

[1] Исследование о правильном названии секции проведено K. Kubat (1980).

N. Busch) шли на основе аллогамии, преимущественно насекомоопыления, поэтому для них характерны более крупные и яркие долгоживущие цветки (цветут целый день или более), множество тычинок, располагающихся в (6) 9—12 кругов и продуцирующих большое количество пыльцы. Виды этой группы несомненно хорошо сформированы и обособлены, более древние. Как правило, они имеют диплоидный набор хромосом (2n=14). На аллогамию, например у *P. rhoeas*, обращали внимание и другие исследователи (McNaughton, Happer, 1959; Lawrence e. a., 1978).

Виды другой группы (из родства *P. dubium*), напротив, преимущественно самоопыляющиеся. В связи с этим произошла редукция околоцветника как по величине, так и в большинстве случаев по интенсивности окраски; особенно значительно (до 3 кругов тычинок) редуцировался андроцей. Пыльники вскрываются еще лежащими на диске в бутоне и, распрямляясь при раскрытии венчика, оставляют на рыльцах пыльцу. Опыление в хорошую погоду завершается рано утром, и лепестки опадают уже вскоре после восхода солнца. Цветение маков из родства *P. dubium* живо напоминает цветение такого самоопылителя, как лен посевной. Эти виды производят впечатление молодых, но достаточно четко обособленных на основе полиплоидии (в том числе автополиплоидии), вероятно, также рекомбинационной гомоплоидии и инбридинга. Их репродуктивная изоляция не вызывает сомнения. Об автогамии *P. dubium* и *P. lecoqii* Lamotte писали также J. McNaughton и J. Harper (1959).

О существовании хиатуса между группами автогамных и аллогамных видов свидетельствуют и цитологические исследования. Так, согласно M. Humphrey's (1975), изучавшему *P. rhoeas*, *P. dubium* и *P. lecoqii*, поведение хромосом в мейозе наводит на мысль, что *P. rhoeas* только отдаленно связан с *P. dubium* и *P. lecoqii*, в то время как два последних вида близки между собой в гораздо большей степени.

Группу автогамных видов из секции *Rhoeadium* мы предлагаем рассматривать в качестве особой, новой секции *Dubia*. Выделение секции *Dubia* делает более однородной и упорядоченной группу оставшихся видов секции *Rhoeadium*.

Sect. *Rhoeadium* Spach emend. Mikheev. — Herbae plerumque annuae, pilosae vel setulosae, non aculeatae, rare glabrae. Caules ramosi, pluriflori. Folia caulina sessilia, non amplexicaulia, omnia plus minusve pinnatifida. Stamina saepius (6) 9—12-serialia, numero vulgo plus quam 150 (pro more 200—300). Filamenta filiformia. Flos aliquatenus intense coloratus et magnus, imprimis allogamus, totum per diem floret. Capsula glabra; discus stygmatiferus fere planus, margine crenatus, crenis nunquam acutis.

Typus: *P. rhoeas* L.

Species exploratae: *P. arenarium* Bieb., *P. bipinnatum* C. A. Mey., *P. chelidoniifolium* Boiss. et Buhse, *P. commutatum* Fisch. et Mey., *P. rhoeas* L., *P. schelkownikowii* N. Busch.

Sect. Dubia Mikheev sect. nov. — Sect. Rhoeadium Spach, 1839, Hist. Nat. Veg. Phaner. 7 : 16, p. p. — Herbae annuae, pilosae, vel setulosae, non aculeatae, interdum subglabrae. Caules foliosi ramosi, pluriflori. Folia plus minusve pinnatifida, caulina sessilia, non amplexicaulia. Stamina saepius (2) 3 (4)-serialia, numero vulgo minus quam 100 (pro more 60—80). Filamenta filiformia. Flos ephemerus, aliquatenus pallide coloratus et haud magnus, imprimis autogamus. Capsula glabra; discus stygmatiferus fere planus, ad marginem crenatus, crenis nunquam acutis.

Typus: *P. dubium* L. (2n=42).

Species exploratae: *P. alberti* Mikheev, *P. albiflorum* (Bess.), Pacz., *P. dubium* L., *P. laevigatum* Bieb., *P. lecoqii* Lamotte, *P. litwinowii* Fedde ex Bornm., *P. maeoticum* Klok., *P. paczoskii* Mikheev, *P. stevenianum* Mikheev, *P. tichomirovii* Mikheev.

Наши представления о видовом составе секции *Rhoeadium* sensu str. на Северном Кавказе — *P. arenarium*, *P. commutatum*, *P. rhoeas* — совпадают с таковыми других авторов. В приморские районы Дагестана, вероятно, заносится также *P. bipinnatum*.

Из секции *Dubia* 2 приводившихся ранее для региона вида — *P. dubium* и *P. laevigatum* — фактически здесь не произрастают. Как известно, Биберштейн (Bieberstein, 1808) описанный им из окрестностей Одессы *P. laevigatum* приводил и для района Кавказских Минеральных Вод. М. В. Клоков (1953 : 177) предположил, что на Западном Кавказе растет не *P. laevigatum*, а описанная им из Крыма другая гололистная раса — *P. maeoticum*. Наши наблюдения подтвердили это мнение. Что касается *P. dubium* sensu str. (2n=42), то эта западно-европейская раса на Северном Кавказе также не встречается; здесь вместо нее представлена целая группа других, симпатрически сосуществующих видов. Три из них, *P. stevenianum*, *P. tichomirovii* и *P. paczoskii*, описаны нами ранее (Михеев, 1981, 1985); в Дагестане близ Талги (Волчьи Ворота, VIII 1982, А. Ю. Магулаев) обнаружен *P. litwinowii*. Диагноз еще одного вида дается ниже.

Papaver alberti Mikheev sp. nov. — A proximo *P. steveniano* Mikheev (2n=42) petalis minoribus, maculis orbiculatis vel ovatis, numero chromosomatum (2n=28) differt.

Area geographica: Ciscaucasia borealis, in ruderatis occurrit.

Typus: Ciscaucasia centralis, prov. Stauropoliensis, opp. Pjatigorsk, plantarium Perkalski, in arvensibus, 20 V 1983. A. D. Mikheev (LE).

Species in honorem genetici sovietici A. J. Magulaevii denominata est.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕВЕРОКАВКАЗСКИХ ВИДОВ СЕКЦИЙ *RHOEADIUM* SPACH SENSU STR. и *DUBIA* MIKHEEV РОДА *PAPAVER* L.

1. Тычиночный поясок широкий, тычинки располагаются в (6) 9—12 кругов числом 200—400. Цветки более или менее крупные, яркие, цветут целый день или дольше. Перекрестноопыляемые растения (sect. *Rhoeadium* sensu str.) . . . . 2.

+ Тычиночный поясок узкий, тычинки располагаются в (2) 3 (4) круга числом обычно менее 100. Цветок более мелкий и бледный, распускается, как правило, с восходом солнца и утром же опадает.[2] Преимущественно самоопыляющиеся растения (sect. *Dubia*) . . . . 5.

2. Коробочка постепенно книзу суженная. Листья дважды-трижды перистые с мелкими конечными дольками. Лепестки с крупным фиолетово-черным пятном при основании . . . . 3.

+ Коробочка в основании внезапно суженная в ножку. Листья перистые с надрезанными сегментами. Латекс белый . . . . 4.

3. Бутоны яйцевидно-конические наверху с двумя явно выраженными прямыми рожками. Латекс желтый. Цветоносы с прижатыми щетинками; если же щетинки отстоящие, то латекс белый . . . *P. arenarium* Bieb.

В посевах и на пустырях, у дорог — на низменности и в предгорьях. В Дагестане, Осетии, восточном Ставрополье обычно, западнее встречается лишь в качестве редкого заносного. Представлен двумя формами; а) с прижатыми щетинками цветоносов и желтым латексом; б) с отстоящими щетинками и белым латексом.

+ Бутоны без ясно выраженных рожек. Латекс оранжево-красный. Щетинки цветоносов всегда отстоящие . . . . *P. bipinnatum* Fisch. et Mey.

В Прикаспийской части Дагестана, указано Гроссгеймом (1950) и Галушко (1978). Вероятно, изредка заносится из Восточного Закавказья.

4. Лепестки с пятном при основании. Цветоносы с отстоящими щетинками . . . . *P. rhoeas* L.

Сравнительно редкое на Северном Кавказе растение, спорадически встречающееся в качестве заносного сорного. До сих пор не замечена f. *strigosa* (Boenn.) O. Winge (=*P. strigosum* (Boenn.) Schur) с прилегающими щетинками цветоносов.

+ Лепестки, как правило, с большим черным пятном посередине, ярко-красные. Цветоносы с плотно прижатыми щетинками . . . . *P. commutatum* Fisch. et Mey.

Сорное. На низменности и в предгорьях в Дагестане, Осетии обычно. В других районах Предкавказья встречается изредка лишь в качестве заносного.

---

[2] В пасмурную погоду распускание цветков недружное, и цветущие растения могут быть видны целый день.

5. Латекс белый, при высыхании чернеющий. Нижние листья с ширококлиновидными крыльями черешков. Пыльца в массе зеленая. Пятно на лепестках прерванное, как бы двойное (одно крупное посередине, другое мельче при основании, смыкаются между собой черноватыми жилками)[3] . . . . 6.

+ Латекс желтый или оранжевый, не меняющий цвета, а если белый, то при высыхании краснеющий. Нижние листья с более или менее параллельными крыльями черешков . . . . 7.

6. Лопасти рыльцевого диска зрелой коробочки свободные или соприкасающиеся. Лепестки более бледные и мелкие, по краю часто зубчатые. 2n=14 . . . . *P. litwinowii* Fedde ex Bornm.

Прикаспийские районы Дагестана. До сих пор на Северном Кавказе известен лишь из окрестностей Махачкалы (Талги, урочище Волчьи Ворота, VIII 1981, А. Ю. Магулаев).

+ Лопасти рыльцевого диска зрелой коробочки с сильно налегающими друг на друга краями. Лепестки ярко-красные, более крупные, 30—35 мм длины, по краю едва заметно зубчато-волнистые. 2n=28. . . . . *P. maeoticum* Klok.

Черкесский флористический округ, район Кавказских Минеральных Вод. В предгорьях на каменистых щебневатых склонах, встречается изредка. Иногда выходит на пахотные угодья, образуя значительные колонии.

7. Лепестки желтовато-белые с пятном обратноклиновидным, с верхней стороны разорванным по длине на две части. Пыльца в массе чисто желтая. Латекс оранжевый. Лопасти рыльцевого диска свободные или соприкасающиеся. Рыльцевые лучи от центра к краю диска снижаются по высоте. 2n=28 . . . . *P. paczoskii* Mikheev.

Сорное растение, пока замеченное лишь в Центральном Предкавказье.

+ Лепестки кирпично-красные, с пятном различной формы. Пыльца в массе от темно-зеленой до зеленовато-желтой. Лопасти рыльцевого диска налегающие друг на друга краями, а если свободные, то латекс белый . . . 8.

8. Латекс белый, при высыхании краснеющий. Венчик блюдцевидный, широкораскрытый, с лепестками, не налегающими друга на друга даже в основании. Пятно в основании лепестков мелкое, яйцевидное или удлиненно-яйцевидное, фиолетовое. Пыльца в массе зеленовато-желтая. Рыльцевый диск одноцветный, с лопастями горизонтальными, свободными или соприкасающимися. Лучи от центра к краю диска уменьшаются по высоте . . . . *P. tichomirovii* Mikheev.

В качестве сорного в Центральном Предкавказье и на Ставропольской возвышенности. Не часто, но иногда значительными колониями.

+ Латекс оранжевый или желтый. Венчик бокаловидный, малораскрытый. Пятно на лепестках различной формы, фиолетово-черное. Пыльца темно-зеленая. Лопасти диска налегающие друга на друга краями, книзу приспущенные, диск двуцветный, с более темной серединой . . . . . 9.

9. Венчик более крупный. Лепестки с сильно налегающими друга на друга краями, пятном обратноклиновидным, нередко едва не достигающим вершины лепестка, иногда с верхней стороны разорванным по длине на две части. 2n=42. . . . . *P. stevenianum* Mikheev.

В качестве сорного в Центральном Предкавказье. Наиболее часто и наиболее массово встречающийся вид из секции *Dubia*.

+ Венчик мельче. Лепестки, нередко не налегающие друг на друга, с краями, по всей длине лишь соприкасающимися или даже с равномерным узким просветом (при рассмотрении сверху живых цветков), с пятном округлым или яйцевидным, достигающим середины лепестка (нередко мельче или крупнее). 2n=28. . . . . *P. alberti* Mikheev.

Пока замечен только в Центральном Предкавказье. Изредка образует значительные колонии. Сорное.

---

[3] Форму пятна на лепестках следует определять у первых цветков хорошо развитых экземпляров.

Следует сказать и о видах секции *Dubia*, поскольку их выделение вызывает возражения некоторых ботаников.

Виды секции *Dubia* на исследованной территории, как правило, симпатричны (кроме аллопатричных *P. litwinowii* и *P. maeoticum*), нередко обитают совместно в одном биотопе и будучи сорными образуют в благоприятные годы обширные заросли. По своей морфологической обособленности они неравнозначны. Всех их можно сгруппировать в три пары: *P. litwinowii—P. maeoticum*, *P. alberti—P. stevenianum*, *P. tichomirovii—P. paczoskii*. При этом члены каждой из пар в природе хорошо отличаются от членов других пар, а при наличии полного материала — и в гербарии. Они являются так называемыми хорошими видами. Напротив, члены каждой пары различаются внешне не столь значительно, меньшим числом признаков; в гербарии же их идентификация значительно труднее. Западно-кавказский *P. maeoticum* (2n=28) имеет у зрелых коробочек рыльцевый диск с лопастями, сильно перекрывающимися по сравнению со среднеазиатским *P. litwinowii* (2n=14), у которого они в лучшем случае лишь соприкасаются. Это единственный признак для их различения в гербарии. Похоже, что первый из них является автотетраплоидом второго. Следует отметить также существование и третьего члена этого полиплоидного ряда — гексаплоида *P. laevigatum* (2n=42), обитающего в основном в Западной Европе. Все три вида репродуктивно и географически изолированы друг от друга.

Вторая пара видов — *P. alberti* (2n=28) и *P. stevenianum* (2n=42) — несомненно автополиплоиды 14-хромосомной расы, которая в природе нами еще не выявлена, но имеется на Ставропольской возвышенности (Магулаев, 1979 : 104, под названием *P. dubium*). Этот экземпляр с 2n=14 из окрестностей Ставрополя несомненно принадлежит к данному полиплоидному ряду. Гибриды между тетра- и гексаплоидом высокостерильны. *P. alberti* пока известен из Центрального Предкавказья, где он симпатрически сосуществует с *P. stevenianum*, имеющим достаточно обширный ареал: популяции последнего отмечены еще в Крыму, Херсонской обл., Восточной Грузии. Внешние отличительные признаки тетра- и гексаплоида — форма пятна на лепестках, величина и форма венчика — при высушивании нивелируются. В гербарий могут попасть также три- и пентаплоидные гибриды, что делает вовсе ненадежным определение видов этого полиплоидного ряда по высушенным экземплярам.

Наконец, составляющие третью пару *P. tichomirovii* и *P. paczoskii* являются 28-хромосомными, вероятно, гомоплоидными рекомбинантами. Гибриды F_1 между ними плодовиты, но в последующих поколениях элиминируются. Морфологическое сходство членов этой пары достаточно велико, но такие различительные признаки, как окраска венчика и латекса, сохраняются длительное время и в гербарии.

Будучи автогамными виды секции *Dubia* тем не менее представляют собой не чистые инбредные линии или их простые совокупности, а популяции и системы популяций, в которых время от времени происходит перекрестное опыление (обычно с помощью насекомых, собирающих пыльцу). Об этом свидетельствует появление немногих стерильных гибридов между видами, сосуществующими совместно. Поскольку появление таких гибридов означает утрату репродуктивного потенциала, особенно невыгодную для однолетников, селективное значение для снижения частоты опыления пыльцой чужого симпатричного вида приобретают опознавательные знаки цветков (эффект Уоллеса, по: Грант, 1984 : 185). Морфологические различия между внешне наиболее близкими видами *P. alberti* и *P. stevenianum* и заключаются лишь в различных опознавательных знаках их цветков (главным образом конфигурация суммарных антоциановых пятен на лепестках венчика). Ауткроссинг, хотя и незначительный, имеет отчетливое биологическое значение как источник изменчивости и консолидации автогамных видов.

Выше было упомянуто, что с точки зрения некоторых систематиков, выделенные нами хромосомные расы не могут быть признаны в ранге видов. По сути эти расы являются видами-двойниками, хотя к паре *P. tichomirovii—P. paczoskii* этот термин менее приемлем.

Виды-двойники в мире растений известны во многих родах. В. Грант (1984 : 65—66) приводит в качестве примера группу из 5 диплоидных и тетраплоидных автогамных однолетников рода *Gilia*: «. . .Все эти пять видов в ранних таксономических работах рассматривались как разные формы одного вида. Результаты опытов по искусственной гибридизации свидетельствуют о том, что эти пять видов, сами по себе вполне плодовитые, высоко интерстерильны в любых комбинациях. В природе они симпатричны и растут в самых различных сочетаниях, не скрещиваясь между собой». По убеждению Гранта (1980 : 181), «. . .виды-двойники, судя по их репродуктивным взаимоотношениям, представляют собой настоящие биологические виды, независимо от того, удается распознать их в обычной таксономической практике или нет». Под словами «в обычной таксономической практике» подразумевается работа с высушенными растениями с помощью простой или препаровальной лупы.

Ведущие советские ботаники хотя и не принимают концепцию «биологического вида», как не имеющего универсального значения, но вместе с тем отбрасывают и представление о таксономическом виде как искусственной категории, основанной на сходстве индивидуумов лишь морфологическими признаками, сохраняющимися при высушивании растений. А. А. Тахтаджян (1984 : 7) справедливо отмечает, что «. . .мало кто из современных систематиков согласится с определением таксономического вида как группы, сходной лишь морфологически». И далее: «. . .для современной систематики характерно возрастающее стремление опираться также на данные биохимии, генетики, цитогенетики и даже молекулярной биологии».

ЛИТЕРАТУРА

Буш Н. А. Род *Papaver* L. — В кн.: *Кузнецов Н. И.*, *Буш Н. А.*, *Фомин А. В.* Flora caucasica critica, ч. 3, вып. 4. 1905, с. 17—64. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа (Определитель, ч. 1). Ростов н/Д.: Изд-во Ростов. гос. ун-та, 1978. 320 с. — *Грант В.* Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 408 с. — *Грант В.* Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.— *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа, изд. 2-е, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 312 с. — *Клоков М. В.* (Примечание к *Papaver laevigatum*). — В кн.: Флора УРСР, т. 5. Київ: Акад. наук УРСР, Інст. бот., 1953, с. 176—177. — *Липский В. И.* Флора Кавказа. — Тр. Тбилис. бот. сада (С.-Петербург), 1899, вып. 4, с. 1—586. — *Магулаев А. Ю.* Хромосомные числа цветковых растений Северного Кавказа. Сообщ. 3. — В кн.: Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории, сб. 3. Ставрополь, 1979, с. 101—106. — *Михеев А. Д.* Два новых вида *Papaver* L. из Центрального Предкавказья. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1981, т. 86, вып. 3, с. 81—90. — *Михеев А. Д.* Белоцветковая раса из родства *Papaver dubium* L. на Северном Кавказе. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1985, т. 90, вып. 3, с. 89—93. — *Попов М. Г.* Сем. Маковые — *Papaveraceae* B. Juss. — В кн.: Флора СССР, т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 573—717. — *Тахтаджян А. Л.* Предисловие. — В кн.: *Грант В.* Видообразование у растений. М.: Мир, 1984, с. 5—9. — *Bieberstein* (*Marschall*) *F. A.* Flora taurico-caucasica. T. 1. 1808. 429 p. 3 (Supplementum), 1819. 655 p. — *Humphreys M. O.* The evolutionary relationship of British species of *Papaver* in section *Orthorhoeades* as shown by observations in interspecific hybrids. — New Phytol., 1975, vol. 74, N 3, p. 485—493. — *Kubat K.* Bemerkungen zu einigen Tschechoslovakischen Arten der Gattung *Papaver*. — Preslia, 1980, Bd 52, p. 103—115. — *Lawrence M. J.*, *Afzal M.*, *Kenrick J.* The genetic control of self incompatibility in *Papaver rhoeas*. — Heredity, 1978, vol. 40, p. 239—253. — *McNaughton J. H.*, *Harper J. L.* The comparative biology of closely related species living in the same area. I. External breeding-barriers between *Papaver* species. — New Phytol., 1959, vol. 59, p. 15—26.

Опорный пункт
Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР,
Пятигорск.

Получено 28 I 1985.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.734

Т. И. Заиконникова

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *SORBUS* (*ROSACEAE*) ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

T. I. ZAIKONNIKOVA. NEW TAXA OF THE GENUS *SORBUS* (*ROSACEAE*) FOR THE FLORA OF THE USSR

Обосновано выделение двух новых для науки таксонов рода *Sorbus* — секции *Duales* и монотипной подсекции *Lucidae* (секция *Sorbus*). Приведены латинские диагнозы. В СССР из секции *Duales* произрастают *S. hybrida*, *S. roopiana*, *S. turkestanica*. *S. sambucifolia*, представитель подсекции *Lucidae* распространен в СССР на Дальнем Востоке.

Sorbus sect. Duales Zaikonn. sect. nova. — *Sorbus* sect. *Lobatae* Gabr. 1978, Рябины Зап. Аз. Гимал.: 119, p. p. — Folia subcoriacea, supra glabra, subtus griseola, tomentosa, imperfecte composita, in dimidio superiore simplicia, eglandulosa, margine lobata vel lobato-dissecta, lobis serrulatis, basi 1—2 (3)-foliolata, foliolis non articulatis, glandulosa, glandulis parvulis elongatis foliolorum basi affixis. Sepala persistentia: carpelli 2—4, basi connati, styli 2—4, discreti, ovarium semiinferum. Fructus loculi basi connati; mesocarpium homo- vel heterogeneum.

Typus: *S. roopiana* Bordz.

В СССР из этой секции произрастают 3 вида: *S. hybrida* L., *S. roopiana*, *S. turkestanica* (Franch.) Hedl. Ранее они были отнесены к секции *Lobatae* Gabr. (Габриэлян, 1978), большинство видов которой имеет гибридное происхождение, причем родительские виды у одних относятся к секциям *Aria* Pers. и *Torminaria* (DC.) Dumort., у других — к секциям *Aria* и *Sorbus*.

В секцию *Duales* мы включаем из прежнего состава секции *Lobatae* виды с несовершенно сложными листьями, состоящими из верхушечной лопастной или рассеченно-лопастной пластинки и 1—3 пар базальных листочков, прикрепленных к оси листа без сочленения. В секции *Lobatae* s. str. остаются виды с простыми листьями (лопастными или рассеченно-лопастными).

Выяснилось также, что видам с несовершенно сложными листьями соответствует более примитивное устройство гинецея (плодолистики, свободные почти от основания). Соответственно и плоды у этих видов также с не сросшимися между собой гнездами, но при этом у *S. turkestanica* они сходны с плодами *S. persica* Hedl. (секция *Lobatae* s. str.), а у *S. hybrida* и *S. roopiana* похожи на плоды *S. aucuparia* L. (секция *Sorbus*).

Виды секции *Duales* считаются производными от скрещивания представителей секций *Aria* и *Sorbus*. При этом родительские виды обычно подбираются из числа тех современных видов, в пределах ареала которых произрастают производимые от них гибридогенные виды. Так, для *S. hybrida* родительскими видами названы *S. aria* (L.) Crantz и *S. aucuparia* (Hedlund, 1901; Liljefors, 1955); для *S. roopiana* — *S. aucuparia* и *S. armeniaca* Hedl. (Цинзерлинг, 1939) или *S. aucuparia* и *S. graeca* (Spach) Lodd. ex Schauer (Габриэлян, 1958, 1978), для *S. turkestanica* — *S. persica* и *S. tianschanica* Rupr. (Цинзерлинг, 1939; Габриэлян, 1978). Однако данные по хромосомным числам опровергают причастность отдельных названных здесь видов к происхождению таксонов секции *Duales*. Так, при скрещивании тетраплоидных *S. armeniaca*, *S. graeca* или *S. persica* с диплоидными видами секции *Sorbus* должны получаться триплоиды, тогда как все 3 вида секции *Duales* при исследовании оказались тетраплоидами (Liljefors, 1953; Заиконникова, Кипиани, 1980). Поставленным условиям отвечают в качестве родительской пары только *S. aria* и *S. aucuparia*, поскольку они диплоиды, гибридизация между которыми должна дать тетраплоидное потомство. Однако в эволюционном отношении по строению гинецея и *S. aria*, и *S. aucuparia* стоят выше, чем производимый от них *S. hybrida*, поскольку первые имеют плодолистики, сросшиеся между собой по всей длине завязи, тогда как у *S. hybrida* они срослись только внизу близ основания. К видам секции *Duales* близки по строению гинецея представители подсекции *Tianschanicae* Gabr. (секция *Sorbus*), поэтому *S. tianschanica* и принимается в качестве родительского вида *S. turkestanica*. Однако невозможно себе представить, чтобы *S. tianschanica* был причастен к происхождению двух других видов секции — *S. hybrida* и *S. roopiana*, тем более что ареалы последних находятся совершенно в другом регионе. По-видимому, следует допустить, что в подсекции *Tianschanicae*, помимо современных *S. tianschanica* и *S. tapaschana* Schneid., имелись и другие, не сохранившиеся до нашего времени виды с иным районом распространения. Но можно, с другой стороны, допустить, что примитивный гинецей виды секции *Duales* унаследовали от секции *Aria*, поскольку среди видов секции *Lobatae* имеются два вида с подобным строением гинецея: *S. luristanica* (Bornm.) Schönb.-Tem. и *S. tamamschjanae* Gabr. У первого из них листья почти цельные, у второго больше сходства с *S. turkestanica*, так как листья вегетативных побегов у него несут по паре базальных листочков. Но для того и другого форма и характер расположения листовых железок типичны для видов секции *Lobatae*, тогда как у видов секции *Duales* железки сходны с таковыми представителей секции *Sorbus*. Из сказанного следует, что примитивный тип гинецея когда-то могли иметь и некоторые диплоидные представители секции *Aria*, от которых его, возможно, унаследовали как виды секции *Duales*, так и некоторые виды секции *Lobatae*.

Sorbus sect. Sorbus subsect. Lucidae Zaikonn. subsect. nova.— *Sorbus* sect. *Aucuparia* Medic. ser. *Lucidae* Kom. 1939, Фл. СССР, 9 : 375, descr. ross.

Stipulae parvulae, lanceolatae, persistentes. Foliola foliorum nitida, supra atro-, subtus laete viridia, epidermis inferior levis. Inflorescentiae pauciflorae ad apices ramorum lateralium pauciramosae. Flores primo albi, dein rosei. Stamina tubuloso-disposita, filamenta primo pallida, dein rubra. Styli 5, liberi, ovarium semiinferum. Fructus rubri, acidi.

Typus: *S. sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem.

Вид довольно обычен на Дальнем Востоке СССР, где встречается от Корякии на севере до государственной границы СССР на юге Приморья. Его ареал включает также Алеутские острова, п-ов Корея и Японию. Несмотря на довольно большую известность (вид встречается даже в любительских садах), систематическое положение *S. sambucifolia* еще не было точно установлено.

S. sambucifolia не может находиться в той же подсекции, что и *S. aucuparia* (Габриэлян, 1978), так как отличается от представителей типовой подсекции многими признаками: гинецей из 5 плодолистиков, соцветия слаборазветвленные, преимущественно на верхушках цветоносов, листочки листьев сверху темнозеленые, глянцевые, снизу светло-зеленые, опушение рыжеватое. У видов родства *S. aucuparia* гинецей обычно из 3—4 плодолистиков, соцветия сильно разветвленные по всей длине цветоносов, листочки сверху тускло-зеленые, снизу светло-зеленые, часто с сизоватым оттенком, опушение беловатое. Эпидерма нижней стороны листочков у *S. aucuparia* и близких видов преимущественно сосочковая, у *S. sambucifolia*, по нашим данным, гладкая.

Кроме того, мы обнаружили у *S. sambucifolia* и другие отличия от видов типовой подсекции. У последних цветки белые или кремовато-белые, тычинки расположены рыхло в виде чаши. Для *S. sambucifolia* обычно указываются белые цветки, хотя В. Л. Комаров (1939) приводит для последнего также и розовые. Оказалось, что цветки у *S. sambucifolia* белые только вначале, позже, к концу цветения, становятся розовыми из-за покраснения лепестков и особенно тычиночных нитей. Расположение тычинок тоже необычное, трубчатое.

Большинство признаков, по которым *S. sambucifolia* отличается от представителей типовой подсекции, можно найти у многих гималайских видов секции *Sorbus*. Э. Ц. Габриэлян (1978) различает среди них несколько подсекций. Однако, несмотря на обнаруженное сходство, мы не можем считать *S. sambucifolia* близкородственным гималайским видам типовой секции, пока не будет известен характер расположения тычинок у последних. К сожалению, этот вопрос выяснить непросто из-за отсутствия живого материала, поэтому мы выделяем в типовой секции новую подсекцию *Lucidae* с единственным представителем *S. sambucifolia*.

ЛИТЕРАТУРА

Габриэлян Э. Ц. Кавказские представители рода *Sorbus* L. — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1958, т. 11, с. 73—141. — *Габриэлян Э. Ц.* Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1978. 264 с. — *Заиконникова Т. И.*, *Кипиани В. В.* Хромосомные числа некоторых видов рода *Sorbus* (*Rosaceae*) флоры СССР. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 9, с. 1226—1230. — *Комаров В. Л.* Род *Sorbus* L. Подрод *Eu-Sorbus*. — В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, т. 9, с. 372—387. — *Цинзерлинг Ю. Д.* Род *Sorbus* L. Подрод *Hahnia* Medik.— В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, т. 9, с. 387—406, 493—498. — *Hedlund T.* Monographie der Gattung *Sorbus*. — Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl., 1901, Bd 35, N 1, S. 3—147. — *Liljefors A.* Studies on propagation, embryology, and pollination in *Sorbus*. — Acta Hort. Berg., 1953, Bd 16, N 10, S. 277—329. — *Liljefors A.* Cytological studies in *Sorbus*. — Acta Hort. Berg., 1955, Bd 17, N 4, S. 47—113.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VIII 1985.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.24)

К. О. Коротков, О. В. Морозова, Н. С. Морозов

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ВАЛДАЙСКОМ РАЙОНЕ НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

K. O. KOROTKOV, O. V. MOROZOVA, N S. MOROZOV. FLORISTIC FINDINGS IN THE VALDAY REGION OF THE NOVGOROD DISTRICT

Приводятся сведения о местонахождении 33 видов цветковых растений в Валдайском р-не Новгородской обл., не отмеченные здесь ранее. 9 видов обнаружены вблизи границ своих ареалов или за их пределами.

Первые сведения о флоре окрестностей г. Валдая относятся к началу второй половины XVIII в. и связаны с именами П. С. Палласа, С. Г. Гмелина и И. П. Фалька, побывавших здесь в 1768 г. Однако первая сводка о растениях Валдая увидела свет лишь век спустя (Гоби, 1876); наряду со сведениями вышеупомянутых исследователей в нее включены данные Э. фон Финка, А. Регеля и самого автора. В конце прошлого столетия водной флорой района занимался И. П. Бородин (1894, 1896), а В. А. Траншель (1894) собрал интересные данные о растениях в окрестностях ст. Березайки (ныне Бологовский р-н Калининской обл.).

В региональной сводке («Определитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР», 1981) для Валдайского флористического района, охватывающего территории Валдайского, Крестецкого, Демянского и частично Окуловского и Маревского административных районов, указываются 739 видов сосудистых растений. Многолетние (1975—1984 гг.) исследования авторов в Валдайском лесничестве и его окрестностях позволили пополнить этот список 33 видами. Латинские названия растений даны по С. К. Черепанову (1981); номера кварталов Валдайской дачи лесничества приведены по таксации 1972 и 1983 гг. (в скобках). Образцы хранятся в гербарии Московского государственного университета (MW).

Валдайские находки можно разделить на 3 группы.

Первую образуют виды, обнаруженные вблизи границы своего ареала или за его пределами.

1. *Trisetum sibiricum* Rupr. — Крайне спорадично распространен в лесной зоне европейской части СССР («Флора северо-востока европейской части СССР», 1974), ввиду чего вопрос о западной границе его ареала весьма проблематичен. В «Определителе. . .» (1981) указан только для Ленинградской обл. Найден 26 VI 1983 на довольно сухом лугу у дер. Небылицы, где доминировал совместно с *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg.

2. *Cladium mariscus* (L.) Pohl. — Найден в северной части кв. 84 (192) в полупроточном болоте с *Carex diandra* Schrank, *C. rostrata* Stokes, *Menyanthes trifoliata* L., *Thelypteris palustris* Schott, *Typha latifolia* L., *Epilobium palustre* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Utricularia intermedia* Hayne, *Triglochin palustre* L. и моховым покровом с преобладанием *Campyllium stellatum* (Hedw.) Lange et C., *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid., *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske. Растет у истоков ручья близ просеки кв. 69, 84 (177, 192) и по левому берегу ручья в центральной части болота. Общая площадь, занятая популяцией меч-травы обыкновенной, около 0.19 га. Высота растений до 1 м,

концы листьев часто буреют. Никаких свидетельств полового размножения не обнаружено. Северная граница ареала меч-травы обыкновенной в европейской части СССР от г. Луга резко поворачивает на юг, огибает с запада (Псковская обл.), юга (Тульская обл.) и востока (Владимирская обл.) Московскую обл., после чего приблизительно по 56—57° с. ш. продолжается на восток (см.: Барбарич, 1962; Маевский, 1964). Не менее 200 км отделяют Валдай от ближайших местонахождений в Псковской (Бежаницкий р-н) и на юге Ленинградской областей (оз. Омчино близ г. Луги) («Флора европейской части СССР», 1976; «Определитель. . .», 1981).

3. *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott. — Довольно много плодоносящих экземпляров найдено 26 VI 1983 в старой роще с *Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L., *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., *Tilia cordata* Mill., с травяным покровом из *Aegopodium podagraria* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Convallaria majalis* L., *Campanula latifolia* L., *Viola mirabilis* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. возле дер. Небылицы на месте бывшего здесь в XIX и начале XX вв. парка. В Гербарии Московского университета хранится экземпляр, собранный 30 VI 1899 Л. Ивановым у с. Медведево Валдайского уезда (ныне Бологовский р-н Калининской обл.). В настоящее время самые северо-восточные местонахождения в европейской части СССР известны на юго-западе Карелии (Сортавала) (Раменская, Андреева, 1982), западе Ленинградской обл. («Определитель. . .», 1981), в Московской, Ярославской областях и на севере Костромской обл. (Маевский, 1964).

4. *Lilium martagon* L. — Три вегетирующих экземпляра средней жизненности найдены 8 VIII 1980 в дер. Новотроицы в старой липовой роще с травяным покровом из *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica* L., *Galeobdolon luteum*, *Mercurialis perennis* L. Очень обычный вид в старом парке возле дер. Небылицы, где 26 VI 1983 зарегистрировано его массовое цветение. Прежде на территории северо-запада европейской части РСФСР лилия-саранка была найдена только в Псковской обл. в нецветущем состоянии, причем высказано мнение о том, что эти местонахождения не следует включать в естественный ее ареал. Северная граница распространения проводится по линии Минск—Смоленск, восточная — в пределах Московской и Калининской областей («Конспект флоры Псковской области», 1970). Однако популяция близ дер. Небылицы на Валдае, даже если лилия и культивировалась здесь раньше, вот уже более полувека существует в одичавшем состоянии и, судя по всему, процветает. При обсуждении вопроса о естественности северной границы ареала этого вида необходима большая осторожность.

5. *Liparis loeselii* (L.) Rich. — В большом числе обнаружен вне центральной части болота с *Cladium mariscus* в кв. 84 (192), а также в сходном сообществе севернее оз. Лепестовое в кв. 84 и 85 (193), где цветет и плодоносит несколько реже. Валдай близок к северной границе ареала этого вида в европейской части СССР (см.: «Флора европейской части СССР», 1976); в Новгородской обл. более северное местонахождение известно только в Ильменском флористическом районе («Определитель. . .», 1981).

6. *Dianthus fischeri* Spreng. — В европейской части РСФСР северную границу ареала можно провести через юг Псковской обл., Калининскую, Ярославскую, Ивановскую, Горьковскую области и Татарскую АССР (Маевский, 1964); в качестве заносного указывается для юга Ленинградской обл. («Определитель. . .», 1981). Найден возле рыбхоза в 1 км северо-западнее пос. Яжелбицы 25 VI 1983 в большом числе на опушке сосновой рощи (обильное цветение) и 2 VIII 1983 — единичные экземпляры среди дороги на песчаной дамбе.

7. *Aquilegia vulgaris* L. — По-видимому, северо-восточная граница ареала располагается недалеко от Валдая в европейской части СССР. В прошлом веке водосбор обыкновенный встречен здесь дважды: в роще близ с. Терёшкино (16 км северо-западнее г. Валдая) и в глухом лесу по дороге из дер. Рабежа в дер. Ивантеево (Гоби, 1876). Единичные экземпляры мы обнаружили среди луговины в лесу в кв. 87 (195); 8 VIII 1980 — один экземпляр в липовой роще в дер. Новотроицы. Если последняя находка может быть объяснена заносом с приусадебных участков, то для первой предположить подобный механизм проникновения столь далеко в глубь леса очень трудно.

8. *Viola hirta L.* — Спорадично встречается в неморальных ельниках с пышным травяным покровом, где преобладают *Oxalis acetosella* L., *Galeobdolon luteum*, *Stellaria nemorum* L., *Aegopodium podagraria*, *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell., *Asarum europaeum* L. в кв. 69 (177) (28 V 1977) и 102 (210) (17 VIII 1977); в сухих сероольшанниках с *Urtica dioica*, *Stellaria nemorum*, *Dryopteris filix-max* (L.) Schott, *Chelidonium majus* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. в кв. 68 (176) (20 VIII 1981) и на водоразделе озер Нелюшка и Защегорье («Хреневая гора») (19 VIII 1980). Х. Я. Гоби обратил внимание на то, что Валдайская возвышенность как бы отклоняет северную границу распространения этого вида на юг, т. е. «. . .форма эта при приближении своем к Валдайской возвышенности старается ее обойти, причем описывает около нее дугу при дальнейшем своем распространении на северо-запад и северо-восток» (1876 : 154—155). Современные сведения позволяют «сжать по бокам» вышеописанную «дугу», сместив ее западную часть на восток до юго-запада и юга Псковской обл. и восточную часть — до окрестностей г. Валдая и бассейна р. Мсты (см.: «Определитель. . .», 1981). Таким образом, дуга приобретает еще более впечатляющую форму.

9. *Tragopogon orientalis* L. — Единственный цветущий экземпляр собран 27 VI 1983 на ж.-д. насыпи близ вокзала в г. Валдае. В европейской части СССР северо-западная граница ареала вида проходит через Вологодскую, Ярославскую и Калининскую области, спускается на юго-запад по юго-восточному краю Валдайской возвышенности, круто поворачивает к югу и, обогнув большую часть Полесья, поднимается на север (Гоби, 1876). Северо-западнее этой линии найден лишь в Псковской обл. (с. Кудеверь) («Конспект флоры Псковской области», 1970) и в Ловатском флористическом районе Новгородской обл. («Определитель. . .», 1981).

Во вторую группу входят культивируемые, но встречающиеся также в одичавшем состоянии, а также заносные растения.

10. *Zizania aquatica* L. — В изобилии растет в прибрежной зоне по периферии сплавины зарастающего оз. Лебевец (площадь 11 га) в кв. 100 (208) и 85 (193). Вероятнее всего, занесено при попытке организовать здесь рыбопитомник. Ранее указывалось для Ленинградской обл. («Определитель. . .», 1981).

11. *Populus alba* L. — Единичные деревья в старом парке возле дер. Небылицы (старые и молодые экземпляры) и в дер. Байнёво.

12. *Reynoutria japonica* Houtt. — В г. Валдае (улицы Крупской и Февральская). Разрастается за пределы приусадебных участков, дичает.

13. *Saponaria officinalis* L. — В г. Валдае, на ст. Дворец, в деревнях Шуе и Новотроицы, в старом парке возле дер. Небылицы; видимо, и в других населенных пунктах. Приусадебные участки, обочины дорог, свалки; довольно обычен.

14. *Impatiens glandulifera* Royle. — В «Определителе. . .» (1981) не приводится. В изобилии произрастает на приусадебных участках в г. Валдае, деревнях Шуе и Кобылино; видимо, и в других населенных пунктах. Нередко дичает.

15. *Solidago canadensis* L. — В «Определителе. . .» (1981) не приводится. Культивируется на территории Валдайского лесопитомника недалеко от базы отдыха «Берег Валдая» (23 VIII 1983). Несколько одичавших экземпляров найдено 30 VII 1983 вблизи обочины дороги между деревнями Сухая Нива и Кирилловщина.

К третьей группе отнесены виды, которые, согласно литературным данным, обнаружены на окружающих Валдай территориях, т. е. Валдай попадает внутрь их современного ареала. В некоторых случаях отсутствие указаний на Валдайский р-н, видимо, объясняется его более слабой флористической изученностью.

16. *Potamogeton crispus* L. — Найден 22 VIII 1983 на песчаном участке дна р. Полометь в 0.5 км юго-восточнее дер. Варницы.

17. *Baeothryon alpinum* (L.) Egor. — Прежде в Новгородской обл. не отмечался. Найден в значительном числе вне центральной части болота с *Cladium mariscus* в кв. 84 (192) и в заболоченном сосняке восточнее оз. Лепестовое в кв. 85 (193).

18. *Carex loliacea* L. — 28 V 1977 найден в заболоченном ельнике в юго-западной части кв. 69 (177); 16 VIII 1978 — в сфагновом березняке с примесью ели и сосны по просеке кв. 87, 88 (195, 196) и в ряде других пунктов лесничества. Всюду в небольшом количестве.

19. *Carex panicea* L. — 26 V 1978 в сырых луговинах в понижениях у ручейков среди пастбищного луга восточнее дер. Шуи; 27 VI 1983 — на сыром лугу среди пустыря на северной окраине г. Валдая.

20. *Carex elata* All. s. l. — 8 V 1975 один экземпляр собран у оз. Лепестовое в кв. 85 (193); 1 VII 1980 — в заметном числе в заболоченном березняке с *C. juncella* (Fries) Th. Fries, *C. appropinquata* Schum., *C. cinerea* Poll., *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth в северо-западной части кв. 69 (177) рядом с просекой линии электропередач.

21. *Cypripedium calceolus* L. — Найден в четырех пунктах лесничества: 1) северо-западная часть кв. 84 (192) на участке неморального ельника с *Aegopodium podagraria*, *Equisetum pratense* L., *Rubus saxatilis* L. у подножия гряды на переходе ее к сырому березняку и болоту, 29 V 1983 — 30 побегов, из них 7 цветущих; 2) в восточной части кв. 83 (191) рядом с просекой кв. 83, 84 на участке влажного богатого ельника с *Aegopodium podagraria*, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Geum rivale* L., 5 VI 1983 — компактная группа из 15 побегов, в том числе 5 цветущих; 3) в южной части кв. 69 (177) в аналогичном ценозе с примесью *Betula pubescens* Ehrh., 9 VI 1983 —около 40 побегов, из них 21 цветущий; 4) на просеке кв. 83, 98 (191, 206) в заболоченном березняке среди *Comarum palustre* L., *Calla palustris* L., *Menyanthes trifoliata*, 5 VI 1983 — компактная группа из 14 побегов, 5 цвели, причем на двух было по 2 цветка.

22. *Chenopodium glaucum* L. — Несколько экземпляров 7 VIII 1983 собраны на куче песка и гравия возле шоссе на Боровичи в 1.5 км от поворота с шоссе Москва—Ленинград.

23. *Sisymbrium loeselii* L. — Единственный цветущий экземпляр собран 16 VII 1984 на песчаном участке ж.-д. насыпи близ вокзала в г. Валдае.

24. *Draba nemorosa* L. — Несколько экземпляров собраны 26 IV 1983 на сухом склоне ж.-д. насыпи между пос. Зимогорье и ст. Чернушки, приблизительно в 100 м от последней.

25. *Erophila verna* (L.) Bess. — Приводился Гоби (1876) для соседнего Крестецкого уезда. 29 VI 1983 в значительном числе найден у обочины дороги между деревнями Лучки и Брод в 1 км от последней близ оз. Песно. Поскольку окрестности дер. Брод были превосходно знакомы Гоби, можно предположить недавнюю инвазию вида в данный район.

26. *Anthyllis macrocephala* Wend. — Несколько экземпляров 1 VIII 1983 отмечено на склоне ж.-д. насыпи между станциями Дворец и Любница.

27. *Viola mirabilis* L. — Регулярно встречается в неморальных лесах: дубраве в кв. 33 Новотроицкой дачи, старом парке возле дер. Небылицы, осинниках в кв. 69 (177), близ просеки 70 (178) и северо-западной части кв. 84 (192), сухом сероольшанике в кв. 69, неморальных ельниках в кв. 69 и 102 (210).

28. *Conium maculatum* L. — Единственный плодоносящий экземпляр собран 18 VIII 1979 у тропинки возле дома в пионерском лагере «Лесная сказка».

29. *Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. — Найдены единичные экземпляры в августе 1980 г. в неморальном ельнике в кв. 69 (177) и 26 VI 1983 в старом парке возле дер. Небылицы.

30. *Lamium hybridum* Vill. — Отмечен 27 IV 1983 в значительном числе на цветочных клумбах возле водосбора в г. Валдае. Впервые в Новгородской обл.

31. *Chaenorhinum minus* (L.) Lange. — Несколько цветущих экземпляров 27 VI 1983 собрано среди щебня на ж.-д. насыпи близ вокзала в г. Валдае.

32. *Artemisia austriaca* Jacq. — 16 VII 1984 собран на ж.-д. полотне близ вокзала в г. Валдае. Впервые отмечен в Новгородской обл.

33. *Ligularia sibirica* (L.) Cass. s. l. — 15 VIII 1978 найден один экземпляр в сыром лесу из *Betula pubescens* и *Alnus incana* (L.) Moench у просек кв. 73, 88 (181, 196); в значительном числе на окраине богатого болота на просеках кв. 69, 84 (177, 192).

Авторы благодарят Ю. Е. Алексеева за определение *Carex elata* и *Cladium mariscus* и В. Н. Тихомирова за определение *Sisymbrium loeselii*, *Artemisia austriaca*, *Reynoutria japonica* и *Tragopogon orientalis*.

ЛИТЕРАТУРА

Барбарич А. І. Меч-трава болотна — третинний релікт на пiеденнiй межі Українського Полісся. — Укр. бот. журн., 1962, т. 19, № 4, с. 71—78. — *Бородин И. П.* Добавление к флоре Валдайского уезда Новгородской губернии. — Тр. СПб. о-ва естествоисп., 1894, т. 25, Отд. ботаники, Протоколы, с. 37—39. — *Бородин И. П.* По озерам Валдайского и Крестецкого уездов Новгородской губернии. — Тр. СПб. о-ва естествоисп., 1896, т. 27, Отд. ботаники, Протоколы, с. 226—227. — *Гоби Х. Я.* О влиянии Валдайской возвышенности на распространение растений в связи с очерком флоры западной части Новгородской губернии. СПб., 1876. 168 с. — *Конспект* флоры Псковской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. 176 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Определитель* высших растений северо-запада европейской части РСФСР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. 376 с. — *Раменская М. Л.*, *Андреева В. Н.* Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 435 с. — *Траншель В. А.* О результатах флористических исследований близ ст. Березайки, Валдайского уезда, Новгородской губернии. — Тр. СПб. о-ва естествоисп., 1894, т. 25, Отд. ботаники, Протоколы, с. 39—40. — *Флора* европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976. 236 с. — *Флора* северо-востока европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974. 275 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Московский государственный университет.

Получено 17 IX 1984.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 621.38 : 681.325.67 : 581.9

И. М. Красноборов, В. С. Баранов, Р. С. Нигматулин

АВТОМАТИЗИРОВАННАЯ ИНФОРМАЦИОННО-ПОИСКОВАЯ СИСТЕМА ДЛЯ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ (ИПС-ФЛОРА)

I. M. KRASNOBOROV, V. S. BARANOV, R. S. NIGMATULIN. AUTOMATIZED INFORMATION RETRIEVAL SYSTEM FOR THE FLORISTIC INVESTIGATIONS (AIRS-FLORA)

Центральный сибирский ботанический сад совместно с Новосибирским государственным университетом разработали ИПС-Флору для ЕС ЭВМ на базе пакета прикладных программ ДиАСОД Международного центра научно-технической информации. Предполагается ежегодно загружать в базу данных информацию о 10 тыс. гербарных образцах (гербарных этикетках).

Информационно-поисковая система (ИПС-Флора), разработанная в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР (ЦСБС) совместно с Новосибирским государственным университетом, предназначена для решения следующих основных задач: создания архива данных, полученных в результате исследований сотрудниками ЦСБС флоры Сибири (на первом этапе — Тувинской АССР), на магнитных носителях электронно-вычислительных машин, поиска данных в архиве, их анализа, составления справочных материалов и обобщения полученной информации. С помощью ИПС могут быть получены быстрые ответы на вопросы о конкретных местонахождениях и местообитаниях таксонов, об изученности отдельных районов, составе их флоры, маршрутах исследователей, может быть проведена статистическая обработка данных, вычерчены карты ареалов разных таксонов (с помощью графопостроителя).

Исходя из общих принципов построения систем управления базами данных (СУБД) («Информационные системы. . .», 1975; Малышев, 1977; Мартин, 1980), а также некоторой специфики последующего развития проектируемой системы, мы предъявляем к СУБД-Флора следующие основные требования:

1. Выбранная система (имеется в виду пакет прикладных программ — ППП, предназначенный для организации банка данных) должна обладать возможностью достаточно быстрой и простой адаптации.
2. Информация (в данном случае текст гербарной этикетки) и ответы на запросы на входе и выходе системы должны представляться на естественном для биологов языке, без операций кодирования и декодирования.
3. Языковые средства системы, с помощью которых осуществляются основные функции, такие, как описание данных, удаление, редактирование, поиск, изменение структурных данных и т. п., должны быть достаточно просты.
4. Система должна иметь возможность дальнейшего развития (изменение в документах названий таксонов после переопределения, дополнение документов новыми данными, например значениями координат, часто отсутствующими в этикетках большинства гербариев, возможность загрузки накопленных данных в другие, более совершенные СУБД).
5. Система должна иметь достаточно быстрый доступ к хранящейся информации.
6. Система должна иметь простую, легко воспринимаемую пользователем структуру и обладать большой информационной емкостью.
7. В системе должны отсутствовать ограничения на формат данных, т. е. текст гербарной этикетки переносится без кодирования на какой-либо машин-

ный носитель информации (перфокарта, магнитная лента) и набивается без привязки к определенной позиции на перфокарте. При вводе данных после отрезка текста, содержащего определенную часть гербарной этикетки, добавляются только звездочки. Выделяются форматные поля. Например: *Asteraceae*✱ *Senecio*✱*campester*✱56°✱с. ш.✱98°✱в. д.✱ и т. д., чтобы в дальнейшем вести поиск документа по признакам, заключенным между звездочками (в пределах форматных полей).

На предварительной стадии разработки ИПС-Флора был проведен анализ возможностей, имеющихся в нашем распоряжении ППП, предназначенных для организации банков данных, таких, как Ока, ИНЭС, ДиАСОД.

В результате проведенного анализа был сделан вывод о том, что на первом этапе создания системы с целью накопления нового опыта больше всего подходит пакет прикладных программ ДиАСОД (разработка Международного центра научно-технической информации). Это связано с тем, что информация на гербарной этикетке плохо формализована. Не существует строгих правил в выборе слов при заполнении большей части гербарной этикетки (географический пункт, местообитание). Людские ресурсы, которые могут быть выделены для предварительной работы по формализации языка гербарной этикетки, ограничены, поэтому мы сочли возможным не заниматься этой предварительной работой, кроме проверки правильности написания названия семейства, видового и родового эпитетов с учетом данных сводов С. К. Черепанова (1973, 1981) и внесения в документ географических координат там, где это не сделано ранее. Мы не проводили формализации языка гербарной этикетки и с той целью, чтобы в дальнейшем создать частотный словарь языка (словарь наиболее часто употребляемых слов гербарной этикетки), тем более что существуют ППП, позволяющие выполнить эту работу. В дальнейшем предполагается установить определенный порядок заполнения этикетки хотя бы предварительно в пределах ЦСБС.

Диалоговая автоматизированная система обработки данных (ДиАСОД) была выбрана и в связи с тем, что она легко адаптируется и нетрудна при изучении программистом. ППП хорошо документирован, в нем описан контрольный пример, пропуск которого на ЭВМ позволяет программисту, подготовив гербарную этикетку в виде, аналогичном документу из контрольного примера, загружать ее в ИПС, не изменяя самих программ. Поиск документов в системе может осуществляться по большому числу признаков. Каждый документ может содержать 249 форматных полей. В форматных полях наших документов содержатся сведения о названиях в одном семейства, в другом — рода и т. д.

Кроме форматных полей, документ может содержать текст, состоящий из ключевых слов (дескрипторов) гербарной этикетки. По каждому ключевому слову из этого текста возможен поиск документа, в котором это слово присутствует. Дело в том, что поиск по словам из текстовой части идет существенно быстрее, чем по словам из форматных полей, но число различных слов в текстовой части не может быть больше 64 000. Гербарная этикетка (документ) может быть найдена по различной комбинации в тексте ключевых слов, обязанных в ней находиться. Возможен поиск и по комбинации ключевых слов, при этом отдельных слов в найденном документе обязательно не будет. Поиск документа возможен по логическому выражению, состоящему из ключевых слов и содержимого форматных полей, причем логические отношения могут выражаться следующими знаками: $\geqslant$, $\leqslant$, $=$, $\neq$, SK (сканирование) и др.

Все сказанное можно пояснить на примере гербарной этикетки

Asteraceae✱
Senecio✱*campester*✱(Retz.) DC.
✱52°✱40′✱с. ш.✱95°✱50′✱в. д.✱
Тува, Тоджа, окр. д. Сыстыг-Хем,
(выс. 830 м)✱(Березовый лес с ирисовым покровом✱)
✱5.7.1978 г. (М. Данилов, С. Молокова✱)

Здесь звездочками мы выделили форматные поля, скобками — слова или совокупность слов, которые явятся ключевыми и пойдут в дескрипторную часть документа.

Теперь составим запрос, какие виды растений найдены в пределах координат: 52°00′ < искомой широты < 53°00′, 95°00′ < искомой долготы < 96°00′. В ответе мы получим гербарные этикетки видов растений, собранных в этом квадрате или список видов растений, зафиксированных в нем.

При поиске в данном случае по каждому слову идет последовательный просмотр документов (гербарных этикеток на носителях в ЭВМ), поэтому поиск продолжается.

Поскольку исследователь не всегда четко знает, какие документы ему нужны для тех или иных целей (а иногда при относительно узко поставленной задаче исследования нужны только некоторые документы), он будет искать документы с помощью заведомо избыточного числа ключевых слов и получит значительно меньше, чем ему нужно, документов. Для того чтобы получить число документов, приближающееся к оптимальному, при поиске используется вес дескриптора — целое число, которое показывает ценность ключевого слова в идентификации документа при поиске. Вес дескриптора позволит отобрать нужный документ по части от всего числа дескрипторов, заданных при поиске. Будут отбираться документы, у которых сумма весов дескрипторов превышает некоторое, заранее заданное число (порог).

Например, желая проследить маршруты П. Н. Крылова по долине р. Сыстыг-Хем в Туве в 1892 г. и М. П. Данилова в 1978 г. в запросе помещаем три дескриптора с весом, обозначенным в скобках: р. Сыстыг-Хем (8), П. Н. Крылов (2), М. П. Данилов (2) и задаем порог 10. В ответ на запрос будут получены документы, в которых р. Сыстыг-Хем всегда есть и присутствуют либо Данилов, либо Крылов. Далее исследователь просматривает полученные документы на экране дисплея и по одному документу из каждого пункта исследования по маршруту выдает для печатания.

Пользователь системы может вывести для печатания содержимое всех или некоторых полей форматных данных или документ в целом.

В данной системе возможен поиск не только по слову, но и по его корню или слову без окончания. Например, поставив в запросе дескриптор «берез», мы найдем все документы, в которых имеются слова «березовый», «березник», «березн.», «березов.» и т. д.

В системе имеются и ограничения. Так, в запросе можно использовать максимум 133 дескриптора и 32 слова из форматных полей. Но эти ограничения не являются лимитирующими в работе с гербарными этикетками.

Общая схема функционирования ИПС-Флора

Документы (гербарная этикетка ЦСБС) → Разметка документов → Программа конвертирования документов в формат ППП ДиАСОД → ППП ДиАСОД

Запрос → ППП ДиАСОД → Программа печатания документов → Программа печатания корреляционных таблиц

Гербарная этикетка размечается индексировщиком. Разметка производится с целью выделения дескрипторов (ключевых слов), а также данных, которые следует поместить в форматные поля.

Документ в формате ППП ДиАСОД имеет 14 форматных полей: 1) порядковый номер документа, 2) полевой номер гербарного образца, 3) название семейства, 4) название рода, вида и фамилия автора таксона или комбинации в общепринятых сокращениях, 5) градусы, 6) минуты, 7) сев. широта, 8) градусы, 9) минуты, 10) вост. долгота, 11) географическое название местности (произвольный текст), 12) высота над уровнем моря и характеристика условий обитания (произвольный текст), 13) дата сбора и фамилия коллектора, 14) резервное поле.

В качестве дескрипторов индексировщик может использовать любые слова или словосочетания из этикетки. Для этого он должен заключить эти слова в скобки (а для того чтобы использовать в качестве дескрипторов и словосочетания, следует соединить эти слова черточками).

ТАБЛИЦА 1

Запросы по столбцам / по строкам	1	2	n
1			
		Aij	
m			

На первом этапе создания ИПС-Флора предусмотрен простейший анализ, а именно:

1) получение корреляционных таблиц;

2) анализ таблиц сопряженности 2×2.

Под корреляционной таблицей здесь понимается (Митропольский, 1971) таблица (табл. 1), полученная в ответ на $m+n$ запросов, где m — число запросов по строке, а n — число по столбцу. Максимально $m=n=21$. Aij — число документов, удовлетворяющих конъюнкции условий строки и столбца.

Например, в качестве запросов по строке могут выступить виды растений, а по столбцу — характеристика условий местообитания (табл. 1а). Допустим, нас интересует вид *Senecio campester*, а из условий местообитания — только высота над уровнем моря. Проведя поиск по базе данных, мы отберем все документы с этим видом и данной высотой. Сделав то же самое для другого вида, мы получим таблицу чисел, которую можно рассматривать как показатель распределения двух видов в зависимости от высоты местообитания над уровнем моря.

Второй тип таблицы дает значения критерия хи-квадрат (на основе данных таблиц 1 и 1а).

Например, можно построить такие таблицы

ТАБЛИЦА 1а

	Вид 1	Вид 2
Условие 1		
Условие 2		
. . . .		
Условие 21		

ТАБЛИЦА 2

Значение критерия хи-квадрат

χ_1^2
. . . .
χ_{21}^2

Обозначения «вид 1», «вид 2» — запросы по столбцам, «условие 1», «условие 2» — по строкам. Значения критерия в табл. 2 дают представление о том, на каком уровне значимости различаются виды 1 и 2 по условиям 1 и 2.

Таким образом, табл. 2 содержит на один столбец меньше, а значения критерия хи-квадрат вычисляются всегда для признаков, определяющих образы двух соседних столбцов.

В настоящее время база данных содержит 1600 документов. На их основе предполагается провести отработку основных функций системы, а также проверку оптимальности выбора тех или иных решений по архитектуре системы (структура входных и выходных документов, алгоритмы статистической обработки, исследование различных характеристик системы в зависимости от способа ее организации, языка индексирования документов, отработка выдачи данных в наиболее удобном для пользователя виде).

Предполагается создание банка данных, содержащих годовой объем документов (гербарных этикеток) ЦСБС СО АН СССР (около 10 тыс.). Данный вариант ИПС-Флора не является окончательным, предполагается дальнейшее развитие его по следующим направлениям.

1. Заполнение базы данных информацией, содержащейся в диагнозах таксонов растений, и данными об их хозяйственном использовании. 2. Совершенствование структуры и семантики языка описания гербарных этикеток. 3. Создание новых алгоритмов статистической обработки данных. 4. Создание программы выдачи данных на графопостроители с целью получения точечных карт ареалов различных видов растений в сибирском регионе. 5. Использование накопленного архива в другой, более совершенной СУБД (например, ИНЗС).

ЛИТЕРАТУРА

Информационные системы общего назначения / Пер. с англ. под ред. Е. Л. Ющенко. М.: Статистика, 1975. 471 с. — *Малышев Л. И.* Электронная обработка данных в гербарном деле и флористике. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 5, с. 713—732. — *Мартин Дж.* Организация баз данных в вычислительных системах / Пер. с англ. под ред. А. Л. Щерса. М.: Мир, 1980. 662 с. — *Митропольский А. М.* Техника статистических вычислений. М.: Наука, 1971. 576 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск,
Новосибирский государственный университет.

Получено 23 X 1983.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 581.9

ПАМЯТИ Ф. Я. ЛЕВИНОЙ
(1898—1983)

I. V. BORISOVA, E. M. LAVRENKO, L. E. RODIN. IN MEMORIAM F. YA. LEVINA (1898—1983)

20 декабря 1983 г. скончалась одна из старейших сотрудниц Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР — Фанни Яковлевна Левина.

Ф. Я. родилась 15 марта 1898 г. в с. Васильевка Полтавской губернии. Окончив в 1917 г. женскую гимназию в Полтаве, она поступила в Харьковский институт народного образования на естественный факультет, в 1924 г. закончила его, получив специальность ботаника, и начала работать лаборантом гербария в Харьковском ботаническом саду. Аспирантуру по геоботанике проходила под руководством Е. М. Лавренко в Институте почвоведения при Харьковском сельскохозяйственном институте. Ее кандидатская диссертация «Болота Черниговского Полесья и их структура», которую она успешно защитила в Ленинградском педагогическом институте им. А. И. Герцена в 1937 г., была посвящена изучению огромного низинного болота Полесья Выдра.

Кроме болот Полесья, Ф. Я. исследовала степи Аскания-Нова, лесостепи Харьковской обл. и других районов Украины. В 1936 г. она обследовала растительность бассейна р. Сары-Су в Казахстане. По этим материалам она составила подробную среднемасштабную карту вдоль трассы намечавшейся тогда к строительству железной дороги Джезказган—Арысь.

12 лет своей жизни Ф. Я. посвятила педагогической работе: сначала в ряде высших учебных заведений Харькова (Харьковский зерновой институт, Государственный педагогический институт, Фармацевтический институт); с 1938 по 1941 г. заведовала кафедрой ботаники Крымского педагогического института им. М. В. Фрунзе в Симферополе.

Во время Великой Отечественной войны Ф. Я. жила сначала в Астрахани, где работала в эвакогоспитале, затем переехала в Узбекистан. Здесь она трудилась в Ботаническом саду г. Ташкента, а с 1942 г по 1944 г. занимала должность доцента в Андижанском учительском институте.

После окончания войны в течение 4 лет была старшим научным сотрудником Кольской научно-исследовательской базы им. С. М. Кирова АН СССР, где заведовала группой геоботаники. Здесь она обследовала растительность бугристых болот-торфяников и др., кроме этого, составляла библиографию по растительности полуострова. Состояние здоровья вынудило ее покинуть Кольский полуостров.

С 1949 г. она — сотрудник Комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР (Москва), руководимой академиком В. Н. Сукачевым. Работая сначала на возвышенности Ергени, а затем в Заволжье (Прикаспийская низменность) в составе Лиманного отряда экспедиции, возглавляемого И. В. Лариным, она опубликовала ряд интересных работ по биологии растений и очень ценную монографию «Растительность полупустыни Северного Прикаспия и ее кормовое значение» (1964). По глубине анализа, широте подхода, обилию личных материалов эта работа вполне была достойна докторской степени.

В 1953 г. Ф. Я. переехала в Ленинград и была зачислена старшим научным сотрудником Отдела геоботаники БИН им. В. Л. Комарова АН СССР, где успешно и проработала до выхода на пенсию.

Всего перу Ф. Я. Левиной принадлежит свыше 70 научных работ.

После выхода на пенсию Ф. Я. продолжала активно трудиться и опубликовала 10 работ, в том числе 2-томную монографию «Геоботаника в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, 1922—1964» и «Геоботаника в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, 1965—1972» с аннотацией проведенных исследований и полной библиографией трудов всех сотрудников Отдела геоботаники. Эта монография еще долго будет служить хорошим справочным пособием для геоботаников и других специалистов.

За последние годы жизни Ф. Я., несмотря на свой преклонный возраст, опубликовала 4 статьи в «Ботаническом журнале».

Ф. Я. Левина была прекрасным полевым работником, очень хорошим наблюдателем, исключительно добросовестно обрабатывала все собранные материалы и тщательно анализировала литературные источники. Ее преданность научной работе была поразительна, она составляла всю ее жизнь. Ф. Я. была очень честным, строгим к себе и другим, но доброжелательным человеком. Память о ней надолго сохранят все знавшие ее.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Ф. Я. ЛЕВИНОЙ

1927. До географії українських *Malvaceae*. — Тр. с.-г. бот., т. 1, № 3, Харків, с. 141—151.

Про росслинність островів Чурюка та Чурюк-Тюба на Сиваші, Мелітопільскоі округи, колишн. Дніпров. повіт Тавріі. Матер. до флори Присивашшя. — Зб.: Охорона пам'яток природи на Украіні, № 1, Харків, с. 3—23. (Совместно с М. Шалытом).

1928. Ботанічне дослідження чорноморських кіс та островів: Тендера, Джарилгача, Орлова та Довгого. Праці бот. відд. наук-степов. станц. держ. степ. заповід. «Чаплі» (Асканія Нова), вип. 1. Харків, с. 3—66 (Совместно с Н. Десятовой-Шостенко).

1929. Геоботанічний нарис ділянки № 64. Матер. до вивч. рослин. понадсиваш. смуги Украіни. — Харків: Укр. інст. прикл. бот., с. 198—219.

Геоботанічний нарис ділянки № 100. Матер. до вивч. рослин. понадсиваш. смуги Украіни. — Харків: Укр. інст. прикл. бот., с. 133—153.

1933. Залишки цілинноі степовоі рослинності на Купьянщині у Велико-Бурлуцькому районі. — Журн. біо-бот. циклу ВУАН, № 5—6, Київ, с. 185—200.

1934. Острівне находище бореальноі рослинності в околицях Вінниці. — Вісн. Киівськ. бот. саду, № 17, с. 87—98. (Совместно с Е. М. Лавренко).

1937. Болота Черниговского Полесья. — Бот. журн., т. 22, № 1, с. 72—103.

1938. Болота Черниговского Полесья: Автореф. дисс. . . .канд. биол наук.— Учен. зап. Пед. ин-та им. А. И. Герцена. Л., с. 259—272.

Весняна рослинність Надсивашия. — Геобот. зб., № 2, Київ, с. 167—190.

Растительность долины р. Сарысу в зоне полупустыни. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 47, № 4, с. 251—259.

1939. Материалы к стратиграфии торфяников Черниговского Полесья. — Изв. Крымск. пед. ин-та им. Фрунзе, т. 8. Симферополь, с. 246—285.

1944. Современные процессы заболачивания и торфяники Ферганской долины. — Бот. журн. СССР, т. 29, № 5, с. 192—203.

1947. О работе сектора геоботаники Кольской базы им. С. М. Кирова Академии наук СССР (1945—1946). — Сов. бот., т. 15, № 3, с. 181—182.

1951. Государственная защитная лесная полоса Сталинград—Степной—Черкесск. — Тр. Компл. научн. экспед. по вопр. полезащитн. лесоразвед. АН СССР, т. 1, в. 1. М.: Изд-во АН СССР, с. 187—326. (Совместно с С. Л. Кушевым, В. М. Фридландом и Е. В. Шифферс).

1952. Всесоюзное совещание по координации научной тематики по проблеме кормодобывания в учреждениях АН СССР и академий союзных республик. — Бот. журн., т. 37, № 3, с. 465—470. (Совместно с Е. П. Матвеевой).

Зацелинение искусственных древесно-кустарниковых насаждений на Ергенях. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. III (Геоботаника), вып. 8, с. 20—39. (Совместно с Т. И. Исаченко).

Полынь таврическая (*Artemisia taurica* Willd.) в пределах пустынно-степного юга и юго-востока европейской части СССР. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. III (Геоботаника), вып. 8, с. 140—155.

Пути улучшения хозяйственного освоения области бессточных рек Прикаспийской низменности. — В кн.: Сообщ. Компл. научн. экспед. по вопр. полезащитн. лесоразвед. АН СССР, вып. 1. М., с. 90—100. (Совместно с А. Г. Доскач, И. В. Лариным).

Солонцовые комплексы Прикаспия. — Почвоведение, № 10, с. 909—919. (Совместно с Е. Н. Ивановой).

1953. К биологии возобновления полыней и других ксерофильных полукустарничков. — Бот. журн., т. 38, № 6, с. 905—908.

Глава V. Растительный покров. — Тр. Компл. научн. экспед. по вопр. полезащитн. лесоразвед. АН СССР, т. II, вып. 7. М.: Изд-во АН СССР, с. 65—193.

Глава VIII. Основные выводы. — Тр. Компл. научн. экспед. по вопр. полезащитн. лесоразвед. АН СССР, т. 2, вып. 7, с. 336—343. (Совместно с С. Л. Кушевым, К. А. Гавриловым, В. Г. Карповым).

Глава VII. Природные районы государственной защитной лесной полосы Сталинград—Степной—Черкесск. — Тр. Компл. науч. экспед. по вопр. полезащитн. лесоразвед. АН СССР, т. 2, вып. 7, с. 316—335. (Совместно с С. Л. Кушевым, К. А. Гавриловым, В. Г. Карповым).

1954. Микрокомплексы области бессточных рек междуречья Волга—Урал, основные черты их структуры и развития. — В кн.: Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 191—209.

Основные закономерности распределения растительности и геоботаническое районирование Северного Прикаспия в пределах междуречья Волга—Урал. — В кн.: Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 9—30. (Совместно с И. В. Лариным, Е. В. Шифферс, Б. Н. Замятниным и др.).

1955. К вопросу о генезисе луговой флоры и растительности Юго-Востока европейской равнины. — Бот. журн., т. 40, № 4, с. 587—592.

1956. Основные черты лугов и луговой растительности лиманов северной части Волго-Уральского междуречья. — В кн.: Природа и кормовые особенности растительности лиманов Волго-Уральского междуречья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 74—98.

Растительность лиманов севера Волго-Уральского междуречья. — В кн.: Природа и кормовые особенности растительности лиманов Волго-Уральского междуречья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 99—257.

Summary. Nature and fodder peculiarities of the liman vegetation in the northern Volga—Ural interriver lowland. — В кн.: Природа и кормовые особенности растительности лиманов Волго-Уральского междуречья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 606—620. (Совместно с И. В. Лариным).

1957. Эколого-биологический состав флоры луговых лиманов Северного Прикаспия. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. III (Геоботаника), вып. 11, с. 197—253.

(*Рец.*). *Гармонов И. В.* Пояснительная записка к картам грунтовых вод степных и лесостепных районов европейской части СССР. — Бот. журн., т. 42, № 8, с. 1292—1293.

1958. Комплексность и мозаичность растительности и классификация комплексов. — Бот. журн., т. 43, № 12, с. 1690—1703.

(*Рец.*). *Кубанская З. В.* Растительность и кормовые ресурсы пустыни Бет-Пак-Далы, Алма-Ата. 264 с. — Бот. журн., т. 43, № 10, с. 1494—1495.

1959. К вопросу о зональности и подразделении европейских полупустынь.— Бот. журн., т. 44, № 8, с. 1051—1061.

К истории развития природных ландшафтов Тургайского прогиба. — Изв. АН СССР, сер. геогр., № 6, с. 103—106. (Совместно с А. Г. Доскач).

1960. Основные эколого-биологические, фитоценотические и кормовые особенности флоры полупустыни Волго-Уральского междуречья в пределах Северного Прикаспия. — В кн.: Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 387—410.

1961. Еще раз о зональности полупустыни. — Бот. журн., т. 46, № 5, с. 728—731.

О механизме смен (сукцессий) в комплексном растительном покрове Северо-Прикаспийской полупустыни. — Бот. журн., т. 46, № 9, с. 1246—1254.

1963. Новые данные к ареалу полыни таврической (*Artemisia taurica* Willd.). — Бот. журн., т. 48, № 3, с. 422—426.

Растительность в полосе подпора водами Цимлянского и Волгоградского водохранилищ. — Бот. журн., т. 48, № 11, с. 1598—1609.

(*Рец.*). *Тарчевский В. В.*, *Беспрозвана С. Я.*, *Власова Г. М. и др.* Опыт закрытия растительностью шлаконаливных полей (золоотвалов) тепловых электростанций Урала. — Выставка достижений народного хозяйства, павильон «Цветоводство и озеленение». Свердловск: Свердловск. книжн. изд-во, 1962. 16 с. — Бот. журн., т. 48, № 3, с. 460—461.

1964. Растительность полупустыни Северного Прикаспия и ее кормовое значение. М.; Л.: Наука. 336 с.

1969. (*Реф.*). *Жан Дорст.* До того как умрет природа: Перев. с франц. Предисл. и ред. А. Г. Банникова. М.: Прогресс, 1968. 415 с. (*Jean Dorst.* Avant que nature meure. Switzerland, 1965). — Бот. журн., т. 54, № 3, с. 505—508.

1970. (*Рец.*). *Ларин И. В.* Луговодство и пастбищное хозяйство. Л.: Колос, 1969. 549 с. — Бот. журн., т. 55, № 10, с. 1530—1531.

1971. Геоботаника в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. 1922—1964. Л.: Наука. 319 с.

Растительность. Степная зона. Зона полупустыни, северная пустыня. Природные условия и естественные ресурсы СССР. — В кн.: Юго-Восток европейской части СССР. М.: Наука, с. 225—241.

1973. 50-летие Отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР (1922—1972). — Бот. журн., т. 58, № 12, с. 1830—1845. (Совместно с Л. Е. Родиным).

1975. Еще раз о типе болотной растительности. — Бот. журн., т. 60, № 9, с. 1347—1351.

1978. Геоботаника в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. 1965—1972. Л.: Наука. 176 с.

1980. Состояние растительности полупустыни междуречья Волга—Урал в Северном Прикаспии в сильно засушливом 1972 г. — Бот. журн., т. 65, № 7, с. 1001—1009.

1981. (*Рец.*). Ларин И. В., академик ВАСХНИЛ. Избранные труды. М.: Колос, 1978. 432 с. — Бот. журн., т. 66, № 11, с. 1655—1659.

(*Рец.*). Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Географическое общество СССР. Записки Казахстанского отдела. Ответственный редактор доктор б. н. проф. В. В. Иванов. Л., 1964; вып. 2, ч. 1, 2, 3. Л., 1966; вып. 3, ч. 1, 2. Л., 1968; вып. 4; ч. 1, 2. Л., 1969; вып. 5, ч. 1, 2. Л., 1971; вып. 6, ч. 1, 2. Л., 1972. Ботаническая география Северного Прикаспия, вып. 7, Л., 1974. Ботаническая география Северного Прикаспия. Л., 1977. Флора и растительность Северного Прикаспия. Л., 1975. — Бот. журн., т. 66, № 9, с. 1349—1359.

1983. О роли растительности в почвообразовании в трудах В. В. Пономаревой. — Бот. журн., т. 68, № 7, с. 968—977.

И. В. Борисова, Е. М. Лавренко, Л. Е. Родин.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 IX 1985.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.34

Антропогенные процессы в растительности. Сборник научных трудов / Отв. ред. Б. М. Миркин. — Уфа: Башкирский филиал АН СССР, 1985. 184 с. Т. 500 экз. Ц. 1 р. 50 к.

S. A. DYRENKOV. (*A REVIEW*). ANTHROPOGENIC PROCESSES IN VEGETATION. A COLLECTION OF SCIENTIFIC WORKS. 1985

В рецензируемом сборнике читатель найдет результаты работ не только сотрудников лаборатории геоботаники Института биологии Башкирского филиала АН СССР и Башкирского государственного университета, но и фитоценологов из тех научных коллективов, которые творчески сотрудничают с активной группой уфимских геоботаников: Института ботаники АН УССР, Никитского ботанического сада, Якутского государственного университета, Астраханского педагогического института, Гомельского государственного университета, Хабаровского комплексного научно-исследовательского института ДВНЦ АН СССР. Авторский коллектив объединен некоторыми теоретическими и методическими установками в исследовании растительного покрова, и прежде всего симпатией к «сигматизму», т. е. подходам к классификации растительности с позиций Ж. Браун-Бланке и его последователей. Будучи уверенным в том, что принципы сигматистов вскоре станут общепринятыми, ответственный редактор сборника Б. М. Миркин в Предисловии выражает надежду, что синтаксономические статьи станут «посильным вкладом в подготовку предполагаемого многотомного издания „Растительность СССР“, где характеристику травяной растительности сегодня уже трудно представить выполненной в ином ключе, нежели система Браун-Бланке» (с. 4).

Шесть статей первого раздела «Синтаксономия антропогенной растительности» несомненно интересны именно в этом плане. Здесь новая информация о травянистой растительности разных регионов сопровождается описанием синтаксонов, характеризуемых в соответствии с «Кодексом фитосоциологической номенклатуры» (1976).[1] Две первые статьи написаны уфимскими геоботаниками (Д. Н. Карпов, Б. М. Миркин. «Новый класс растительности пастбищ на солонцах — Festuco—Limonietea cl. nova»; М. Х. Ахтямов, Б. М. Миркин, Р. В. Уразметов. «Calamagrostetea langsdorffii cl. nova в пойме р. Амур»). При характеристике растительности солонцеватых степей Башкирского Зауралья авторы ограничились описанием различий внутри класса Festuco—Limonietea 5 ассоциаций с субассоциациями и вариантами. Систематика класса показала полную неприемлемость принципа характерных видов, если классификация строится локально, в пределах класса. В диагностическую комбинацию класса включены 7 видов. Эта комбинация распадается у границ ареала класса, и лишь в ассоциации, которая принята номенклатурным типом, все диагностические виды собираются вместе. Приводя синтаксономию нового класса, авторы воздерживаются от выделения рангов порядка и союза: ассоциации подчиняются классу непосредственно. «Кодекс» допускает это, но при более широкомасштабном рассмотрении растительности солонцеватых степей придется, видимо, выделить одноименные порядок и союз в этом пока монотипическом классе.

---

[1] *Barkmann J. J.*, *Moravec J.*, *Rauschert S.* Code of phytosociological nomenclature. — Vegetatio, 1976, vol. 32, N 3, p. 131—185.

Более развита синтаксономия во второй статье о гликофитных лугах амурской поймы. В классе Calamagrostetea langsdorffii Mirkin 1985 cl. nova содержатся два порядка — Calamagrostetalia langsdorffii ord. nova и Artemisietalia mandschuricae ord. nova, 5 союзов и 13 ассоциаций, большей частью подразделенных на субассоциации. Авторы дали характеристики одной ассоциации в каждом союзе. Приведены полные таблицы и указаны номенклатурные типы. Тем самым названиям всех высших единиц придана валидность. Таким приемом публикации списков вместо полного описания всех выделенных ассоциаций не следовало бы злоупотреблять. Обе статьи можно рассматривать как прообраз публикаций монографического характера, где синтаксономия растительности крупных регионов документируется полностью.

Статья В. Б. Голуба «К характеристике ассоциации Alismato—Salicornietum в дельте р. Волги» как раз и представляет собой опыт монографического описания ассоциации, в котором приведены не только синтаксономические характеристики, но и важные экологические сведения. Анализируются условия, позволяющие рассматривать ассоциацию Alismato—Salicornietum в качестве одной из самых крайних ступеней пастбищной дигрессии лугово-болотной растительности. Двухлетние наблюдения на стационарном участке в пойме гидрологического режима местообитания с регулярными учетами фитомассы и изучением смежных участков растительности позволили сделать глубокий анализ антропогенных изменений, приводящих к дигрессивным сменам. Автор дал важную практическую рекомендацию — удалять растительную массу тростника в позднеосеннее время, когда ослаблена интенсивность выпотного процесса.

В статьях Л. М. Сапегина и Л. И. Онищенко «Пастбища пойм Белорусского Полесья (синтаксономическая характеристика)», Ф. Д. Гамора, В. И. Комендара, Л. Г. Наумовой, Л. М. Алимбековой «Флористическая классификация сегетальных сообществ Закарпатья», Н. Н. Слепцовой, К. Е. Кононова и Н. М. Муста «Elytrigio—Chenopodion Sleptzova 1985 all. nova — новый союз сегетальной растительности Центральной Якутии» содержатся характеристики синтаксонов травянистой растительности в соответствии с нормами, принятыми сигматистами. Эти статьи полезны как образцы для тех, кто занимается классификацией растительности с использованием преимущественно флористических критериев.

Второй раздел сборника, озаглавленный «Антропогенные смены и восстановление естественной растительности», включает 6 статей. В. Н. Голубев и В. В. Корженевский рассматривают преобразования растительности в Южном Крыму, используя описания исходного, современного и «оптимального» состояний растительности в терминах синтаксономии Браун-Бланке. Небольшой объем статьи не позволил авторам привести даже краткой характеристики упоминаемых синтаксонов. Определенный интерес имеют периодизация изменений растительного покрова Крыма и некоторые представления о закономерности его смены в разных местообитаниях.

Особняком стоит здесь теоретическая статья Ю. А. Злобина «О некоторых параметрах для оценки реакции ценопопуляций на влияние антропогенных факторов». Автор подчеркивает, что «важным биологическим свойством растений является способность сохранять на фоне антропогенных стрессов исходный уровень изменчивости основных признаков морфогенеза особей» (с. 92). Он предлагает в качестве меры устойчивости морфологических параметров «индекс устойчивости» $K=(1/V)\cdot 100$, где V — коэффициент вариации (%), и демонстрирует примеры различий в устойчивости некоторых морфологических признаков особей вида *Alliaria petiolata* в двух ценопопуляциях, испытывающих разные нагрузки. Используются теоретические понятия «виталитетный состав» популяции и «репродуктивное усилие». По параметрам виталитетного состава и репродуктивного усилия популяции, испытывающие разные нагрузки, достоверно различаются. При рассмотрении совокупности параметров используются корреляционный анализ и Q-техника факторного анализа.

Можно по-разному отнестись к простому преобразованию коэффициента вариации или другим особенностям выбора Злобиным техники для анализа степени дифференциации жизненности особей в сравниваемых ценопопуляциях, однако несомненно, что сделанные автором выводы интересны: 1) «естественные факторы эколого-фитоценотического угнетения. . . расширяют гетерогенность виталитетной структуры ценопопуляций, делают наборы особей по их морфоструктуре более разнообразными»; 2) «антропогенез в разных его видах и формах оказывает влияние на биоценозы через изменение статута локальных популяций» (с. 99).

Статья Ю. Р. Шеляг-Сосонко и А. А. Орлова «Основные тенденции антропогенных изменений растительности Подольской возвышенности» содержит разработку, дополняющую известные классификации смен растительности В. Н. Сукачева (1961) и П. Д. Ярошенко (1961). Предлагаемая авторами схема неудобна тем, что в своем нижнем этаже имеет разноплановые подразделения: в одних случаях — указывающие на причины (например, «вследствие рекреации»), а в других — на направление смен (например, «формирование исходных ценозов»). При этом следует признать, что для конкретного региона предложена содержательная схема. Даны гипотезы динамики лесных и степных растительных сообществ, ассоциации при этом названы в традициях доминантной классификации. Читатель получает ясное представление о том, что растительный покров современной Подолии — это очень динамичный комплекс, приведенный в движение всеми возможными антропогенными воздействиями. Логично ставится вопрос о необходимости завершения формирования такой сети охраняемых объектов в регионе, «которая бы охватила все типы растительности, типичные и редкие сообщества, а также редкие виды флоры» (с. 114).

Большой практический интерес представляют статьи В. В. Скрипчинского «Создание моделей природных лесных сообществ на территориях, лишившихся естественной растительности» и Д. С. Дзыбова «К созданию „портретных“ моделей естественных биогеоценозов — агростепей». Оба ставропольских автора развивают свои идеи, изложенные ими уже ко времени XII Международного ботанического конгресса (1975 г.), и делятся новым опытом их воплощения. Речь идет о создании натурных моделей уже утраченных естественных растительных сообществ: в первом случае воссоздание средствами лесоводства лесных фитоценозов («воссоздательно-интродукционный» тип сукцессий), а во втором — восстановление облика степей на подходящих местообитаниях путем мульчирования поверхности распаханной почвы сеном целинной степи, скошенным в несколько сроков. У читателя могут остаться подозрения в отношении флористической неполночленности создаваемых сообществ. Но, несмотря на это, мы, несомненно, имеем дело с крупнейшими достижениями в «интродукции сообществ», представляющих собой здоровую «фитоландшафтную ситуацию» (термин Дзыбова) в урбанизированных районах.

Статья Н. И. Федорова, З. М. Назировой и Р. М. Хазиахметова «Статистический анализ закономерностей горизонтальной структуры выпасаемых сосняков-кисличников (sic! — *С. Д.*) Южного Урала» содержит попытку применить двухфакторный дисперсионный анализ для выяснения вклада «расстояния от ствола» и «интенсивности пастбищного использования» в изменение обилия отдельных видов травяного яруса лесных сообществ, подвергающихся пастбищной дигрессии. Начиная от смысловой ошибки в названии и кончая безобидным выводом о том, что выпас не является основным фактором мозаичности напочвенного покрова, статья вызывает чувство неудовлетворенности.

В заключительном (третьем) разделе сборника «Анализ динамики агросообществ» содержатся четыре статьи. Т. Г. Горская, И. Н. Григорьев, И. Ф. Нуритдинов, Е. А. Обыденнова, С. И. Янтурин назвали свою статью «Опыт анализа сукцессий в травосмеси». Быстрое изменение исходного состава травосмесей, урожайности, биоморфологических параметров у видов злаков, — все это следует рассматривать первые годы (7 лет) формирования лугового сообщества как необычную для природы фазу искусственного эцезиса. Собственно сукцессией, мне кажется, можно будет назвать дальнейшую динамику со сменой неслучайных доминантов.

Г. С. Розенберг, Т. Г. Горская, Г. А. Никулина, Н. Н. Макулова и Н. М. Муст проанализировали ценопопуляционную дифференциацию ежи сборной в посеве различных травосмесей и в чистых посевах на удобренном агрофоне. Представлены и обсуждаются главным образом методические моменты работы, например анализ распределения биоморфологических параметров в динамике за 3—5 лет.

Динамика урожайности и изменение ботанического состава травосмесей при посевах в степной зоне Башкирского Зауралья (10 вариантов) явились предметом исследования С. И. Янтурина, Х. Г. Губайдуллина, М. К. Харисова и Л. Н. Миронова, а другой коллектив (И. Ю. Усманов, Э. Г. Фаттахутдинов, З. М. Хасанова, А. Ф. Амиров, Л. А. Семенова) выполнил сравнительный анализ дифференциации популяций на ранних стадиях развития видов растений с разными типами жизненных стратегий. В целом третий раздел интересен постановкой вопросов для дискуссии по важным проблемам фитоценологии. Полагаю, что перспективным направлением в методике у башкирских луговедов является совместный анализ динамики видового состава и структуры ценопопуляций луговых видов с установлением типов распределения разных параметров растений. Полностью преимущества такого подхода раскроются при долгосрочных наблюдениях сукцессий.

Давая общую оценку рецензируемому сборнику, надо признать, что уфимские ботаники сделали очень хорошее дело, изложив свои достижения и программы, собрав единомышленников со всего Советского Союза. Публикации подобного рода создают основу для открытых плодотворных дискуссий по широкому кругу вопросов геоботаники.

В сборник включены статьи, содержащие разный по объему и по уровню теоретического обобщения материал, отражающий, как пишет Б. М. Миркин, «динамический бум» в фитосоциологии. Декларированная в первой части перспективность синтаксонов флористической классификации при описании структуры и динамики антропогенной растительности не получила пока достаточного обоснования. Более всего надежды в этом отношении дает статья Голуба. Впрочем она демонстрирует и весьма обычное: чем полнее и содержательнее характеристики связей растительности со средой обитания, тем убедительнее заключения о ее динамике и тем очевиднее ценность практических рекомендаций геоботаников.

С. А. Дыренков.

Ленинградский государственный
педагогический институт.

Получено 28 VI 1985.

ХРОНИКА

УДК (063) : 581.47

ТРЕТЬЕ РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ ПО КАРПОЛОГИИ
(Ульяновск, 21—24 V 1984)

V. F. VOITENKO, N. B. SERAPHIMOVICH. THE THIRD CONFERENCE ON CARPOLOGY

В соответствии с решением Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» в последние годы регулярно стали проводиться рабочие совещания, ставящие задачу координировать карпологические исследования в стране. Первое рабочее совещание по карпологии было проведено по инициативе Ботанического музея Ботанического института (БИН) им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде в 1979 г.; второе — организовано Ботаническим музеем БИНа совместно с Институтом биологии внутренних вод АН СССР (Борок Ярославской обл.); третье состоялось с 21 по 24 V 1984 г. в г. Ульяновске на базе Педагогического института. Его подготовкой руководил оргкомитет в составе: Р. Е. Левина — председатель, М. Ф. Данилова, Э. С. Терёхин, Е. Н. Немирович-Данченко, А. П. Меликян, В. Ф. Войтенко.

В совещании участвовали 45 специалистов-карпологов, работающих в научных учреждениях (академических и отраслевых институтах, ботанических садах, заповедниках) Ленинграда, Киева, Ташкента, Кишинева, Владивостока, Донецка, Вильнюса, Краснодара и вузах Москвы, Ульяновска, Еревана, Воронежа, Харькова, Львова, Мичуринска. Состоялось 5 заседаний, на которых было сделано более 30 докладов (устных и стендовых). Они касались разных карпологических проблем. Все совещание в целом было посвящено памяти Н. Н. Кадена, которому в 1984 г. исполнилось бы 70 лет.

На первом заседании, тематикой которого были общие вопросы карпологии, доклад **В. Н. Тихомирова** (Москва, МГУ) «Реальные и мнимые проблемы карпологии» во многом определил дальнейшую дискуссию. Докладчик очертил круг главных и реальных задач карпологии: установление морфологической типологии и упорядочение номенклатуры плодов; описание детальных характеристик конкретных карпологических типов, включая те, которые могут быть получены при электронной микроскопии; составление определителей по плодам и семенам с полным флористическим охватом конкретного района; анализ путей трансформации плода в пределах конкретных таксонов. Острую дискуссию вызвали положения доклада о понимании карпологии как морфологической дисциплины, а не раздела ботаники в целом; о невозможности приложения четырех типов гинецея к типологии и эволюции плодов; о пересмотре устоявшегося понимания плода как органа растения и определения соплодия как соцветия в фазе плодоношения.

Б. Т. Матиенко (Кишинев, Отдел генетики растений АН МССР) в докладе «Принципы эволюции и их проявление в преобразованиях структурной организации плодов» на примерах анатомической и субмикроскопической организации сочных плодов из ряда семейств показал возможность экстраполяции принципов гетеробатмии, олигомеризации, смены и расширения функций на преобразования, происходящие в онтогенезе или зафиксированные в процессе их исторического развития. Автором выявлены три новых принципа генезиса плодов, названных принципами идентичности в гистологической зональности органов, дробной целостности в клеточной организации и кратного соотношения между макро- и микроморфологическими признаками органов по количественным показателям.

В докладе **Э. С. Терёхина** (Ленинград, БИН АН СССР) «Эколого-морфологическое изучение процессов диссеминации для уточнения их описаний и классификации» была обоснована необходимость применения целенаправленных морфологических исследований диаспор (наряду с собственно экологическими наблюдениями) для уточнения описаний процессов диссеминации на всех ее этапах. На конкретных примерах (виды родов *Ruppia*, *Potamogeton*, *Crataegus* и др.) показано, что эколого-морфологическое изучение диаспор на заключительных этапах их дисперсии имеет важное значение как для уточнения классификации собственно процессов диссеминации, так и для работы по дальнейшему усовершенствованию типификации плодов и семян.

Второе научное заседание было посвящено теме «Типология и классификация плодов». **Р. Е. Левина** (Ульяновск, Педагогический институт) в докладе «О классификации плодов» мотивировала невозможность построения морфогенетической классификации плодов в объеме всех покрытосеменных. Разработка их, по мнению докладчика, правомерна лишь для таксонов не столь высокого ранга. Для всех покрытосеменных была предложена морфологическая классификация плодов, которая не вносит принципиально новых классификационных единиц и номенклатуры по сравнению с принятыми в ботанической литературе, но она построена как иерархическая классификация с выделением типов, классов, подклассов и групп плодов. За основную номенклатурную единицу принимается вид плода, у которого нередко выделяются еще вариации.

В докладе **Н. М. Дудик** (Киев, Центральный республиканский ботанический сад АН УССР) «Принципы и методы диагностики плодов и семян» были изложены основные принципы построения моно- и политомических ключей, табличных и автоматических, с использованием вычислительной техники.

«Сравнительная морфология гинецея и генетическая классификация плодов» — тема доклада **С. А. Волгина** (Львов, Государственный университет). Автор показал, что систему структурных типов гинецея, предложенную А. Л. Тахтаджяном, нельзя считать единственно возможной. Приведены примеры, когда структура зрелого плода существенно отличается от структуры гинецея, и делается вывод, что «суть плода не в гинецее», поэтому его эволюцию не только трудно понять, исходя из представлений об эволюции гинецея, но и было бы неправильно тесно связывать эти процессы, так как факторы, обусловливающие их, по сути различны.

Г. С. Ландсберг (Ленинград, БИН АН СССР) в докладе «Вопросы типологии плодов на примере пальм» показал естественность сем. *Arecaceae* по карпоморфологическим признакам. Апокарпные плоды с сочным или волокнисто-сочным мезокарпом без выраженного жесткого эндокарпа предложено называть «фиником». Возможно применение этого термина к ценокарпным плодам с двумя (из трех) абортивными плодолистиками, имеющими сходную морфологическую характеристику. Ценокарпный плод с выраженным жестким эндокарпом (в противоположность апокарпным костянкам) предложено именовать «перенарием».

Два заседания второго дня совещания целиком были посвящены аспектам анатомо-карпологических исследований.

В докладе **М. Ф. Даниловой** и **Е. Н. Немирович-Данченко** (Ленинград, БИН АН СССР) «Значение признаков анатомического строения семенной кожуры для систематики и филогении однодольных» приведены результаты анализа строения семенной кожуры представителей 68 семейств однодольных. Семенная кожура может быть образована интегументами, семенным швом, разросшейся областью халазы и различного рода присемянниками. Оказалось, что у 33 семейств семенная кожура образована только наружным интегументом, в сем. *Stemonaceae* — только внутренним, а в остальных — наружным и внутренним интегументами. Показано, что строение семенной кожуры может служить диагностическим признаком в систематике. Были установлены закономерности в распределении пигментов в семенной кожуре и приведено таксономическое значение этого признака.

В докладе «Некоторые современные задачи анатомо-карпологических исследований» **А. П. Меликян** (Москва, МГУ) выделил актуальность исследования анатомии плодов в гистогенезе, необходимость изучения карпоанатомических структур в таксонах разного ранга (от вида до семейства) для выяснения тенденций в эволюции плодов, классификации зародышей семян, а также важность установления связей структуры плода с диссеминацией и прорастанием.

Э. С. Терёхин и **Г. В. Шибакина** (Ленинград, БИН АН СССР) в докладе «Развитие и строение плода и семени у некоторых представителей сем. *Zosteraceae*» сообщили о результатах морфолого-анатомического изучения плода и семени у морских трав *Zostera marina*, *Z. nana* и *Phyllospadix iwatensis*. Оказалось, что плоды изученных видов имеют сходное строение (односемянность, смещение в латеральное положение от оси, образование семенной кожуры из наружного интегумента, сильная склерификация оболочек клеток наружной эпидермы семени и др.). Эти данные не позволяют идентифицировать плоды изученных видов с каким-либо из известных карпологических типов.

Доклад «О значении признаков семени в систематике рода *Orobanche*» сделали **Э. С. Терёхин** и **Т. И. Кравцова** (Ленинград, БИН АН СССР). Авторы изучили морфологию и анатомию семян 76 видов рода. Показано, что признаки семени могут иметь существенное значение для диагностики некоторых рядов и отдельных видов, однако у полиморфных видов признаки семени варьируют. Близкие виды по морфологии семени не различаются. Получены данные, подтверждающие мнение о подвидовом ранге *O. mutelii* и *O. cumana*.

«Анатомо-карпологическое исследование семейства *Ranunculaceae Juss.*» — тема доклада **Т. Б. Берестецкой** (Киев, Центральный республиканский ботанический сад АН УССР); были изучены семенная кожура и перикарп 72 видов, относящихся к 23 родам. Были выявлены основные диагностические признаки в анатомической структуре: форма и ориентация клеток эпидермы на поперечном срезе, характер утолщений наружной и боковых стенок клеток эпидермы, степень облитерации паренхимы, расположение механической ткани в перикарпе, число рядов клеток механической ткани, наличие или отсутствие ребер. Основное диагностическое значение признаков ограничено уровнем рода или вида.

В докладе **Л. Г. Мурадян** (Ереван, Государственный университет) «Разнообразие структур односеменных невскрывающихся плодов в различных специализированных семействах двудольных» приведен большой материал по семействам *Asteraceae*, *Calyceraceae*, *Dipsacaceae*, *Morinaceae*. Были выявлены глубокие различия в анатомическом строении плодов изученных семейств, а также триб внутри сем. *Asteraceae*. В то же время по строению плодов сем. *Calyceraceae* близко к трибе *Anthemideae* из сем. *Asteraceae* и к сем. *Dipsacaceae*.

В докладе **С. А. Максимовой** (Донецк, Ботанический сад АН УССР) «Опыт карпологотаксономической характеристики семейства *Asteraceae*» изложены результаты, полученные на основании изучения 246 видов 76 родов, представленных на юго-востоке Украины. Для 154 видов анатомо-карпологические данные приводятся впервые. Исследование подтвердило самостоятельное значение 7 недавно описанных новых видов украинских сложноцветных.

«Карполого-анатомическое исследование в аспекте экологии растений» — тема доклада **Д. К. Саидова** и **А. А. Бутник** (Ташкент, Институт ботаники АН УзССР). Они провели анализ плодов 60 видов из 29 родов семейства маревых, произрастающих в аридной зоне Средней Азии. Показано, что направления структурных преобразований плодов адекватны изменениям, происходящим в вегетативных органах, и подчинены общим закономерностям эволюционного процесса.

Два доклада были посвящены вопросам гетерокарпии. **В. Ф. Войтенко** (Ульяновск, Педагогический институт) в докладе «Гетерокарпия как комплексная научная проблема» очертил круг основных направлений, по которым проводится изучение плодов гетерокарпных растений; докладчик привел некоторые итоги исследования гетерокарпии, отметил наименее освещенные вопросы проблемы и наметил пути и задачи ее решения.

В докладе **С. Н. Опариной** (Ульяновск, Педагогический институт) «Гетерокарпия в семействе бурачниковых» были приведены результаты морфологического, анатомического и физиологического изучения гетероморфных эремов у представителей 5 родов семейства. Автор выделил особый подтип гетерокарпии — гетероэремокарпия, обозначающий морфологическую неоднородность эремов в пределах плода-ценобия.

Специальное заседание было посвящено истории отечественной карпологии.

В. Н. Тихомиров (Москва, МГУ) в докладе «Работы Н. Н. Кадена в области карпологии» отметил вклад в науку этого известного советского карполога, работавшего заведующим кафедрой высших растений МГУ. Работы Кадена знакомы широкому кругу специалистов, его школу прошли многие карпологи. Своеобразной иллюстрацией развития его идей явился доклад ученицы Кадена **С. А. Смирновой** (Москва, МГУ) «Значение карпологических признаков в систематике семейств бурачниковых, губоцветных и вербеновых». Она продемонстрировала возможность использования этих признаков для составления ключей и определителей.

В докладе **Г. М. Камаевой** (Воронеж, Государственный университет) «Анатомо-карпологические исследования в Воронежском университете» были освещены работы воронежской карпологической школы, созданной Б. М. Козо-Полянским, и показано развитие его идей в области использования микрокарпологического метода для филогенетической систематики.

На последнем заседании был заслушан доклад **Т. Г. Буч** (Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР) «К карпологической характеристике некоторых конкретных флор (на примере советского Дальнего Востока)», в котором была показана приуроченность отдельных карпологических типов к семействам и дальневосточной флоре в целом. Выявлено, что основными типами плодов для всех флор являются коробочка и орешек.

С обзором стендовых докладов выступила **Т. Б. Батыгина** (Ленинград, БИН АН СССР).

На совещании было представлено 10 демонстрационных докладов. Из них бо́льшая часть была посвящена карпологическому изучению культурных или экономически важных растений.

Т. А. Перестова (Краснодар, ВНИИ масличных культур) в докладе «Морфолого-анатомический анализ плодов и семян рода *Helianthus* L.» привела результаты изучения неоднородности плодов, динамики формирования тканей перикарпа, роста и развития плода и семени культурного и диких видов подсолнечника.

Тема доклада **В. С. Кодряна** (Кишинев, Ботанический сад АН МССР) «О морфоанатомическом строении околоплодника винограда (*Vitis* L.)».

Л. А. Лудникова (Кишинев, Ботанический сад АН МССР) в докладе «Морфофитологические особенности партенокарпических плодов» изложила результаты цитоэмбриологических, гистохимических и биохимических исследований гинецея партенокарпических и семянных сортов груши, яблони, черешни, винограда, томата и огурца.

Е. М. Загорнян (Кишинев, Отдел генетики растений АН МССР) в докладе «Структурные аспекты автономизации систем плода» показала определенную автономизацию синтетической и катаболической систем на различных фазах индивидуального развития плода (на примере томата, перца и др.).

С. Ф. Пономаренко (Москва, Университет Дружбы народов им. П. Лумумбы) представила доклад «Происхождение световой линии в эндосперме семян бобовых». На основании большого экспериментального материала она пришла к выводу, что эпидерма семенной кожуры у цезальпиниевых и мимозовых двурядная, а световая линия — это периклинальные стенки двух смежных рядов эпидермы и соединяющее их межклеточное вещество.

Е. Ю. Трещова (Москва, ТСХА) в докладе «Структура семян акаций из различных участков ареала» привела данные по сравнительно-морфологическому анализу структуры семян 24 видов рода *Acacia* австралийского, африканского, американского и азиатского происхождения. Выявлены структурные типы семян по их форме, площади рубчика, строению семенной кожуры, эндосперма и семядолей зародыша.

Л. Р. Петрова (Ленинград, БИН АН СССР) в докладе «Некоторые особенности строения зерновки подсемейства *Bambusoideae*» показала, что у изученного таксона плод — типичная сухая зерновка или ягодовидная зерновка с мясистым перикарпом с отсутствием эндосперма и сильно разросшимся щитком, выполняющим запасную и гаусториальную функции.

Л. Р. Петрова и **А. Г. Вовк** (Ленинград, БИН АН СССР; Харьков, Педагогический институт) выступили с докладом на тему «Особенности ультраструктуры поверхности семян некоторых представителей сем. *Juncaceae*». Они изучили виды родов *Luzula* и *Juncus* и сделали вывод о возможности использования особенностей морфологической структуры семенной кожуры в качестве диагностических признаков этих видов.

Э. С. Терёхин и **Н. Б. Серафимович** (Ленинград, БИН АН СССР) в докладе «Микроморфология поверхности плодов в систематике рода *Orobanche* L.» попытались найти новые признаки, позволяющие с иных позиций решать вопросы систематики семейства заразиховых. С помощью СЭМ они выявили микроморфологические признаки скульптуры поверхности зрелых семян, которые можно использовать для решения спорных вопросов внутриродовой систематики заразиховых.

Доклад **М. В. Раковой** (Владивосток, заповедник «Кедровая падь») назывался «Карпологический обзор флоры заповедника „Кедровая падь“»; было показано, что из 130 видов деревьев, кустарников и лиан 27 имеют апокарпные плоды, 33 — паракарпные и 70 — синкарпные; лизикарпии отсутствуют. По морфотипам плода самыми распространенными являются коробочки (29 видов), костянки (15 видов), ягоды (16 видов) и крылатки (13 видов).

В общей дискуссии на тему «О границах и перспективах развития карпологии» выступили М. Ф. Данилова, Э. С. Терёхин, А. П. Меликян, И. А. Грудзинская, Р. Е. Левина, В. Г. Нестеренко, Т. Б. Батыгина и А. П. Григас.

В рамках совещания для начинающих карпологов был проведен семинар «Методика анатомо-карпологических исследований» (руководители Е. Н. Немирович-Данченко и Л. Г. Мурадян), в котором старшие товарищи передавали опыт молодым. Проведение такого семинара оказалось чрезвычайно полезным.

На заключительном заседании была принята резолюция, в которой отмечалась положительная роль организованных рабочих совещаний по карпологии для выявления контингента карпологов нашей страны и повышения интенсивности их исследований. Подчеркивалось, что большинство карпологических работ касается анатомической характеристики плодов и семян отдельных таксонов (семейств, триб, родов).

После окончания работы совещания для его участников была проведена однодневная автобусная экскурсия в Жигулевский государственный заповедник (Куйбышевская обл.).

В. Ф. Войтенко, Н. Б. Серафимович.

Ульяновский педагогический институт,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова. АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 VI 1985.

УДК 002.704.31 (063) : 502.753

Бот. журн., т. 71, № 6

СЕССИЯ НАУЧНОГО СОВЕТА АН СССР ПО ПРОБЛЕМЕ «БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ, ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА»

(Сухуми, 23—25 IV 1985)

E. A. TROITSKAYA, SESSIONS OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES SCIENTIFIC COUNCIL ON THE PROBLEM «BIOLOGICAL BASES FOR RATIONAL USE, TRANSFORMATION, AND PROTECTION OF THE PLANT WORLD» (SUKHUMI, 23—25 IV 1985)

В апреле 1985 г. в Сухуми состоялась очередная сессия Научного совета. В ее работе приняли участие председатели и ученые секретари Отделений и секций Совета, члены Совета ВБО — на сессии присутствовало свыше 180 ботаников из 14 союзных республик. Основные задачи сессии: подведение итогов работы по проблеме в 1984 г., рассмотрение проекта плана научно-исследовательских работ на новую пятилетку, анализ деятельности ботанических учреждений Грузии.

Открыл сессию председатель Научного совета АН СССР академик **А. Л. Тахтаджян.** От имени Абхазского обкома партии, Президиума Верховного Совета и Совета Министров Абхазской АССР участников сессии приветствовал секретарь Абхазского обкома **Р. М. Будба.**

Первое пленарное заседание проходило 23 апреля под председательством академика АН УССР К. М. Сытника. На этом заседании с отчетным докладом выступил заместитель председателя Совета **В. И. Василевич** (Ленинград). Докладчик отметил, что в 1984 г. выполнен большой объем работ по составлению крупных флористических сводок, общесоюзных и региональных определителей, по изучению эволюции, структуры, биологии представителей разных групп растений и грибов, продолжены изучение структуры и продуктивности растительных сообществ различных природных зон, а также всестороннее изучение и учет запасов хозяйственно ценных видов. Благодаря активной деятельности ботаников в 1984 г. осуществлен ряд крупных природоохранных мероприятий. Значительные усилия были направлены на разработку научных основ выполнения Продовольственной программы СССР и предложений по использованию результатов НИР в народном хозяйстве страны.

Полный отчет о результатах НИР по проблеме в 1984 г. опубликован и разослан в координируемые Советом учреждения.

В центре внимания на сессии был проект плана научных исследований по проблеме на 12 пятилетку. В конце 1984 г. Президиум АН СССР утвердил разработанные Советом основные направления исследований по проблеме на новое пятилетие. В соответствии с этими направлениями ботанические учреждения страны составили свои пятилетние планы. Научный совет обобщил планируемые работы, подготовил проект координационного плана и внес его на обсуждение сессии. Заместитель председателя Совета **Л. Ю. Буданцев** (Ленинград) выступил на пленарном заседании сессии с общим обзором проекта плана; его более детальное рассмотрение проходило на заседаниях секций, на каждом секционном заседании подробно обсуждался соответствующий раздел плана. В целом проект координационного плана по проблеме на 1986—1990 гг. одобрен с учетом дополнений и изменений, внесенных участниками сессии.

Значительное место в программе сессии занимали вопросы деятельности грузинских ботаников. На первом пленарном заседании председатель Грузинского отделения Совета **Г. Ш. Нахуцришвили** (Тбилиси) сообщил об основных направлениях ботанических исследований в Грузии, осветил историю развития ботаники в республике, доложил о результатах флористических исследований, об изучении анатомического строения ценных древесных пород, о подготовке геоботанической карты Грузии и ее отдельных районов, о деятельности Гербария Института ботаники АН ГССР, подробно остановился на работах по охране природы.

Директор Сухумского ботанического сада **Г. Г. Айба** (Сухуми) доложил об итогах ботанических исследований в Абхазии: об основных направлениях в исследовании ее флоры, о палеоботанических исследованиях, проводимых в республике, об изучении флоры и растительности Пицундской рощи, об инвентаризации пастбищ, о ресурсоведческих работах — разработке способов культивирования дикорастущих растений, о вкладе ботаников в развитие субтропического растениеводства: чаеводства, табаководства и др.

В первый день сессии заслушаны также два научных доклада: **А. А. Колаковского** (Сухуми) «К истории флоры и растительности Грузии» и **А. Е. Васильева** (Ленинград) «О положении грибов в системе живых организмов и о происхождении эвкариотов».

Во второй день сессии на секционных заседаниях были продолжены обсуждение деятельности грузинских ботаников и рассмотрение планов НИР на 12 пятилетку.

Секция низших растений работала под председательством Э. Х. Пармасто (Тарту). Заслушаны доклады **И. Г. Нахуцришвили** (Тбилиси) «Основные направления и перспективы изучения низших растений в Грузии» и **М. Н. Гвритишвили** (Тбилиси) «О проблеме вида в микологии». Участники заседания высоко оценили уровень проводимых в Грузии исследований водорослей, грибов, лишайников, мхов, обсудили подготовку «Конспекта флоры споровых растений Грузии».

При рассмотрении проекта координационного плана было указано на необходимость углубления в 12 пятилетке исследований по теоретическим основам эволюции, систематики, экологии, географии и физиологии низших растений, отмечена важность усовершенствования методики этих исследований и более широкого применения современной вычислительной, аналитической и другой аппаратуры; указано также на необходимость более углубленного изучения низших растений в заповедниках.

Намечен проект составления определителей и сводок по низшим растениям. Обсужден ряд организационных вопросов, связанных с привлечением к ботаническим исследованиям и обучением молодых специалистов.

Работой секции систематики и географии сосудистых растений руководил В. И. Грубов. Заседание было посвящено рассмотрению проекта «Критического конспекта флоры Кавказа». Общий проект «Конспекта» изложил **Ю. Л. Меницкий** (Ленинград). **Р. И. Гагнидзе** (Тбилиси) сообщил об исследовании флоры Грузии, **А. М. Аскеров** (Баку) — об исследовании флоры Азербайджана, **В. Е. Аветисян** и **Э. Ц. Габриэлян** (Ереван) доложили о состоянии изученности ряда семейств флоры Армении. Секция всесторонне обсудила проект «Конспекта», признала подготовку этого издания своевременной и очень нужной, одобрила общий план и предложенную схему районирования, отметила широту и высокий уровень исследований по флористике, систематике, ботанической географии, проводимых в ботанических учреждениях кавказских республик.

Заседание секции структурной ботаники проходило под руководством Т. Б. Батыгиной. **Н. А. Анели** и **Г. В. Канделаки** (Тбилиси) сообщили об итогах и перспективах исследований по анатомии и эмбриологии растений в Грузии. При обсуждении работ, проводимых в области структурной ботаники, было отмечено, что ботанические учреждения Грузии не имеют должного технического оснащения для проведения анатомических и цитологических исследований: ощущается недостаток микротомов, микроскопов, некоторых реактивов. Собравшиеся высказались за целесообразность коллективного использования уникального оборудования. С этой целью рекомендовано рассмотреть возможность организации региональных исследовательских центров.

В программе заседания секции ботанического ресурсоведения был анализ состояния перспектив изучения природных растительных ресурсов закавказских республик (председатель секции — П. Д. Соколов). Актуальные вопросы изучения растительных ресурсов кавказских республик осветили в своих докладах **Г. С. Кикава** (Тбилиси), **Н. М. Исмаилов** (Баку), **В. В. Смыр** (Сухуми). Одобрены характер и направление изучения полезных свойств видов природной флоры Азербайджанской, Армянской и Грузинской республик. Для активизации ресурсоведческих исследований в Закавказье и лучшей их организации рекомендовано периодически проводить региональные совещания по результатам изучения природных растительных ресурсов, издавать сводные работы о полезных свойствах растений природной флоры по кавказским республикам и региону в целом.

Секция геоботаники и экологической физиологии работала под руководством В. И. Василевича. Заслушаны доклады: «Ценоэлементы в растительном покрове» (**В. С. Ипатов**, **Л. А. Кирикова**, Ленинград), «Об итогах экологических исследований в высокогорьях Грузии» (**Г. Ш. Нахуцришвили**, Тбилиси), «О некоторых вопросах классификации фитоценозов горных лесов Грузии» (**Р. В. Квачакидзе**, Тбилиси). В прениях обсуждены многие методические вопросы геоботанических исследований, геоботанической классификации, координации работ по изучению растительного покрова страны. Вновь рассмотрены этапы создания сводки «Растительность СССР».

Участники заседания высказали пожелание в дальнейшем проводить тематические секционные заседания, посвященные обсуждению наиболее актуальных вопросов.

В период сессии активно работала секция охраны растительного мира (председатель секции — М. С. Боч). Пересмотрены и уточнены основные функции секции, ее основной задачей признана координация разработки научно-методических и организационных основ охраны растительного мира в 3 направлениях: оптимизации растительного покрова, изучении изменений флоры и растительности под влиянием антропогенного воздействия, охране отдельных видов, сообществ, территорий.

В соответствии с программой сессии на заседании секции заслушаны доклады об охране эталонных участков коренной растительности Кавказа (**А. П. Долуханов**, Тбилиси), об охране ботанических объектов Центрального Предкавказья (**В. В. Скрипчинский**, Ставрополь), об охране растительности Кавказского биосферного заповедника (**М. В. Придня**, **Р. Н. Семагина**, Сочи). В докладах затронуты проблемы о типовых положениях и предложены новые типы охраняемых территорий. Секция наметила конкретные меры по усилению роли Кавказского биосферного заповедника, внесла предложения о создании природного заповедного парка в Абхазии и лесостепного заповедника на Ставропольской возвышенности.

Большую обеспокоенность ботаников вызвало введение в Абхазии сплошных рубок горных лесов первой группы. О возможных экологических последствиях таких рубок говорили **С. М. Бебия** (Сухуми), **В. С. Ипатов** (Ленинград), **С. А. Дыренков** (Ленинград) и др. Участники сессии высказались за недопустимость снижения возраста рубок основных лесообразующих пород и сплошносечной формы хозяйства в разновозрастных лесах первой группы. Задачам рационального использования лесосырьевых ресурсов в этих лесах больше отвечает выборочная форма рубок. Это позволит сохранить очаги уникальных древних флор, имеющих важное средообразующее значение. Научный совет постановил считать целесообразным дальнейшее усиление в Абхазии исследований по лесоведению, лесоводству, комплексному изучению лесов и разработке научных основ ведения хозяйства в них.

Заключительное пленарное заседание в третий день сессии проходило под председательством Л. Ю. Буданцева. Руководители секций доложили о работе секционных заседаний В. Н. Тихомиров зачитал проект решения сессии.

В прениях с обсуждением заслушанных докладов и проекта решения выступили К. М. Сытник, В. Н. Тихомиров, В. О. Казарян (Ереван), Б. Т. Матиенко (Кишинев), С. М. Бебия, Г. Г. Айба (Сухуми), А. А. Ашуров (Душанбе), В. С. Ипатов (Ленинград), А. И. Хримлян (Ереван) и др.

Выступавшие говорили о возрастающей роли ботаники в системе биологических наук, о том, что сложность и многогранность задач, стоящих перед современной ботаникой, требуют серьезного улучшения координации исследований, концентрации сил на решении наиболее актуальных проблем, совершенствования форм координационной деятельности Совета. Речь шла о важности флористики, систематики, географии растений, без развития которых невозможно ни дальнейшее углубление теории, ни практическое применение знаний о растениях.

Значительное внимание участники сессии уделили вопросам подготовки ботанических кадров, улучшению преподавания ботаники в вузах и школах, важности составления хороших учебников. Большое беспокойство ботаников вызывает нерациональное использование хозяйственно ценных растений. Выступавшие говорили о необходимости регламентации сбора лекарственных растений, предлагали рассмотреть вопрос о создании координирующего центра по использованию природных растительных ресурсов. Участники сессии призывали ботаников вести плановую пропаганду ботанических знаний, и прежде всего среди молодежи.

После закрытия сессии были проведены экскурсии в с. Атара Армянская на р. Кодор, в Пицундский заповедник, в Сухумский ботанический сад, в Сухумский дендрарий, в Новоафонскую пещеру.

Все мероприятия были прекрасно организованы. Коллектив Сухумского ботанического сада во главе с директором Г. Г. Айбой обеспечил самые благоприятные условия для четкой работы сессии.

Е. А. Троицкая.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 VII 1985.

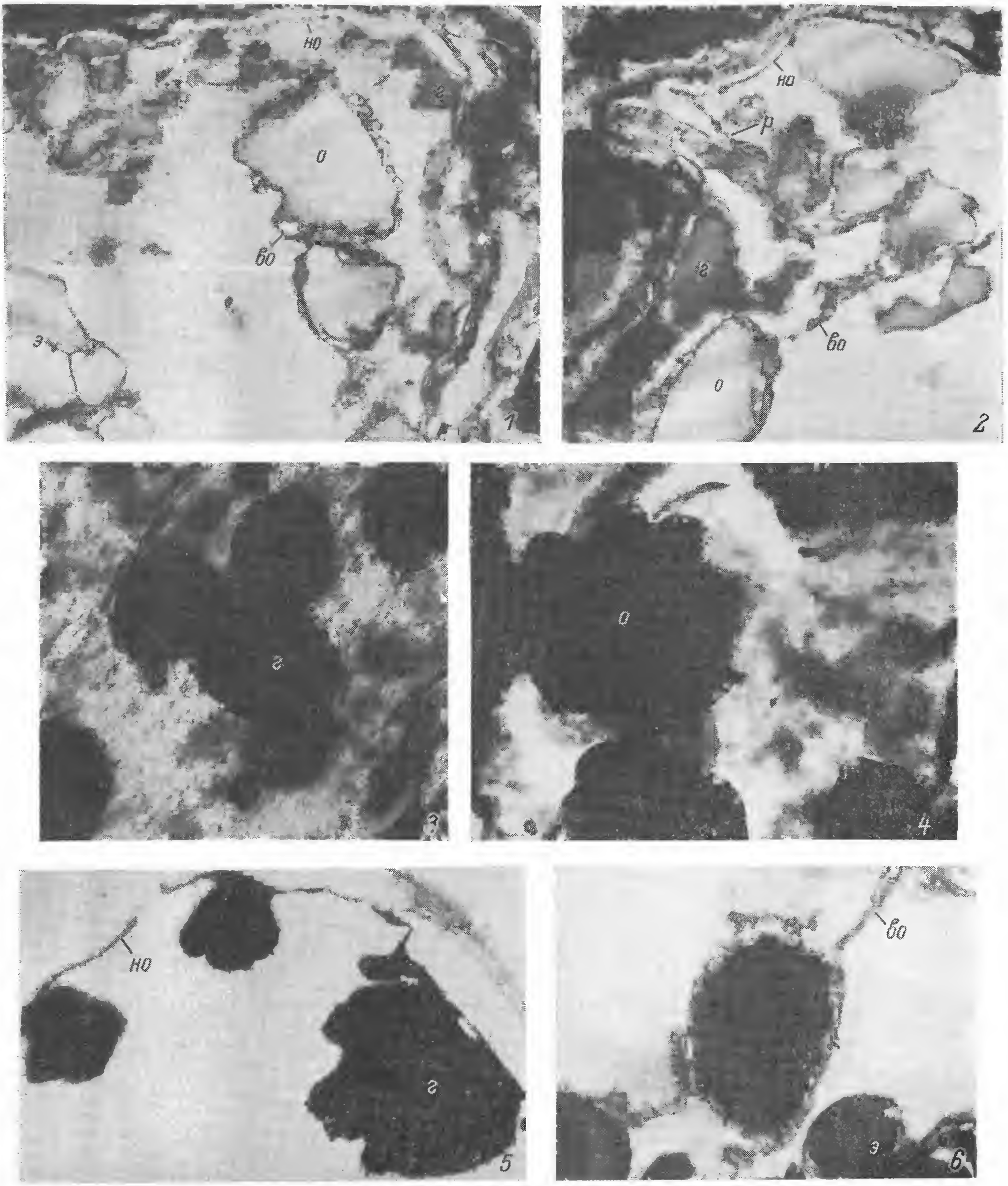


Таблица I. Ацетолизоустойчивые оболочки тапетальных клеток *Gnetum africanum*.

1, *2* — фрагменты поперечных срезов сухого пыльника, видны оболочки тапетальных клеток, ×14 100; *3*—*6* — оболочки тапетальных клеток после ацетолиза (*3*, *4* — в плане; *5*, *6* — поперечные срезы; *3*, *5* — участки наружных сторон оболочек тапетальных клеток с глобулами: *3* — ×14 100, *5* — ×16 400; *4*, *6* — участки внутренних сторон оболочек тапетальных клеток с орбикулами, ×16 400). *во* — внутренняя сторона оболочки тапетальной клетки, *г* — электронно-плотные глобулы, *но* — наружная сторона оболочки тапетальной клетки, *э* — экзина пыльцевого зерна, *р* — радиальная сторона оболочки тапетальной клетки, *о* — орбикула.

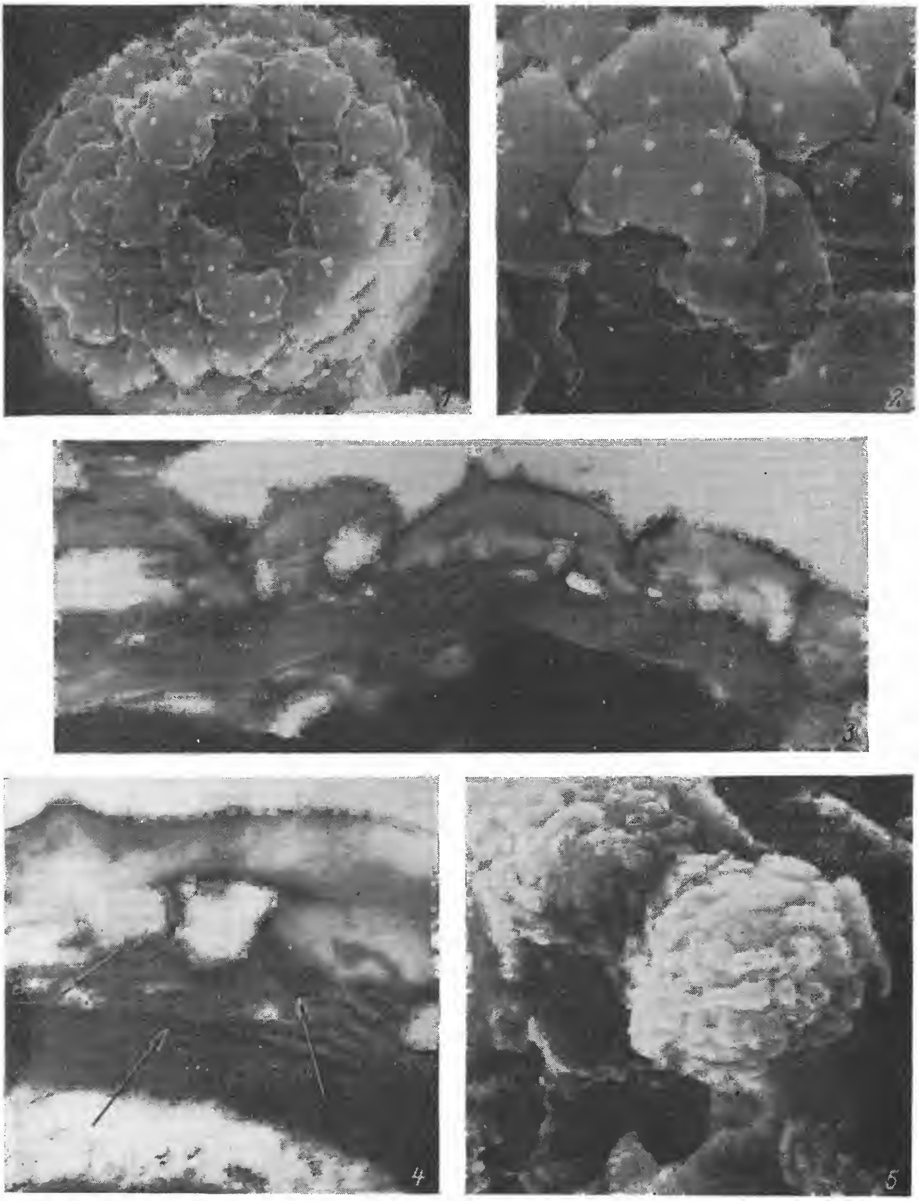


Таблица II. Пыльцевые зерна и орбикулы (неацетолизированные, СЭМ) и ультратонкие срезы экзины (неацетолизированные, ТЭМ) *Gnetum africanum*.

1 — общий вид пыльцевого зерна с дистальной стороны, в центре лептома, ×6000; *2* — скульптура экзины и часть лептомы, ×10 000; *3*, *4* — ультратонкие срезы экзины (*3* — ×15 000, *4* — ×28 000); *4* — *большая стрелка* показывает на плотную пачку ламелл, *малая левая* — бакулу, *правая* — мелкие гранулы, заполняющие пространства между двумя верхними ламеллами; *5* — орбикулы с неровной, продолговато-бугорчатой скульптурой, ×10 000.

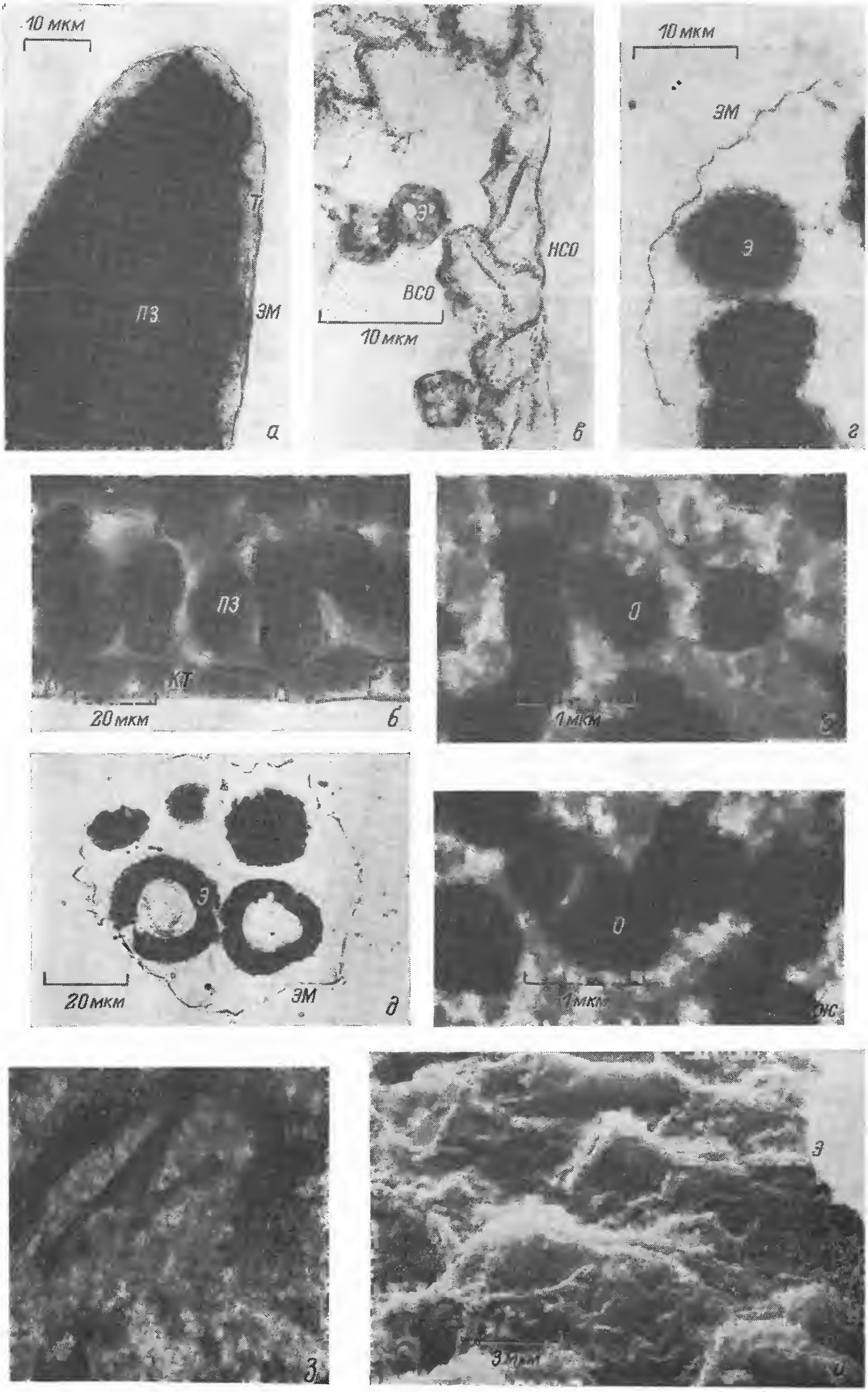


Таблица I. Спорополлениновые оболочки тапетума пыльников растений при исследовании различными методами.

а, б — участки тапетально-пыльцевых комплексов, выделенные из пыльников методом ферментативной мацерации (окраска Шифф-иодная кислота): *а* — *Lonicera turczaninowii* — амебоидный тапетум; *б* — *Magnolia grandiflora* — секреторный тапетум; *в—д* — ацетолизированные поперечные срезы пыльников, заключенные в парафин (*в* — *Lycopersicon esculentum*, *г* — *Lonicera turczaninowii*, *д* — *Scabiosa bipinnata*); *е*, *ж* — участки ацетолизированных оболочек внутренней, обращенной в полость пыльника стороны тапетальных клеток (в плане) при просмотре в трансмиссионном микроскопе (*е* — *Sambucus ebulus*, *ж* — *S. tigrani*); *з*, *и* — участки ацетолизированной экстратапетальной мембраны пыльников *Linum usitatissimum* (в плане) (*з* — при просмотре в трансмиссионном микроскопе, *и* — при просмотре в сканирующем микроскопе). *всо* — часть спорополлениновой оболочки с внутренней (локулярной) поверхности тапетальной клетки, *кт* — клетки тапетума, *нсо* — часть спорополлениновой оболочки с наружной тангентальной стороны тапетальной клетки, *о* — орбикулы, *пз* — пыльцевое зерно, *т* — тапетум, *э* — экзина, *эм* — экстратапетальная мембрана.

К с. 756

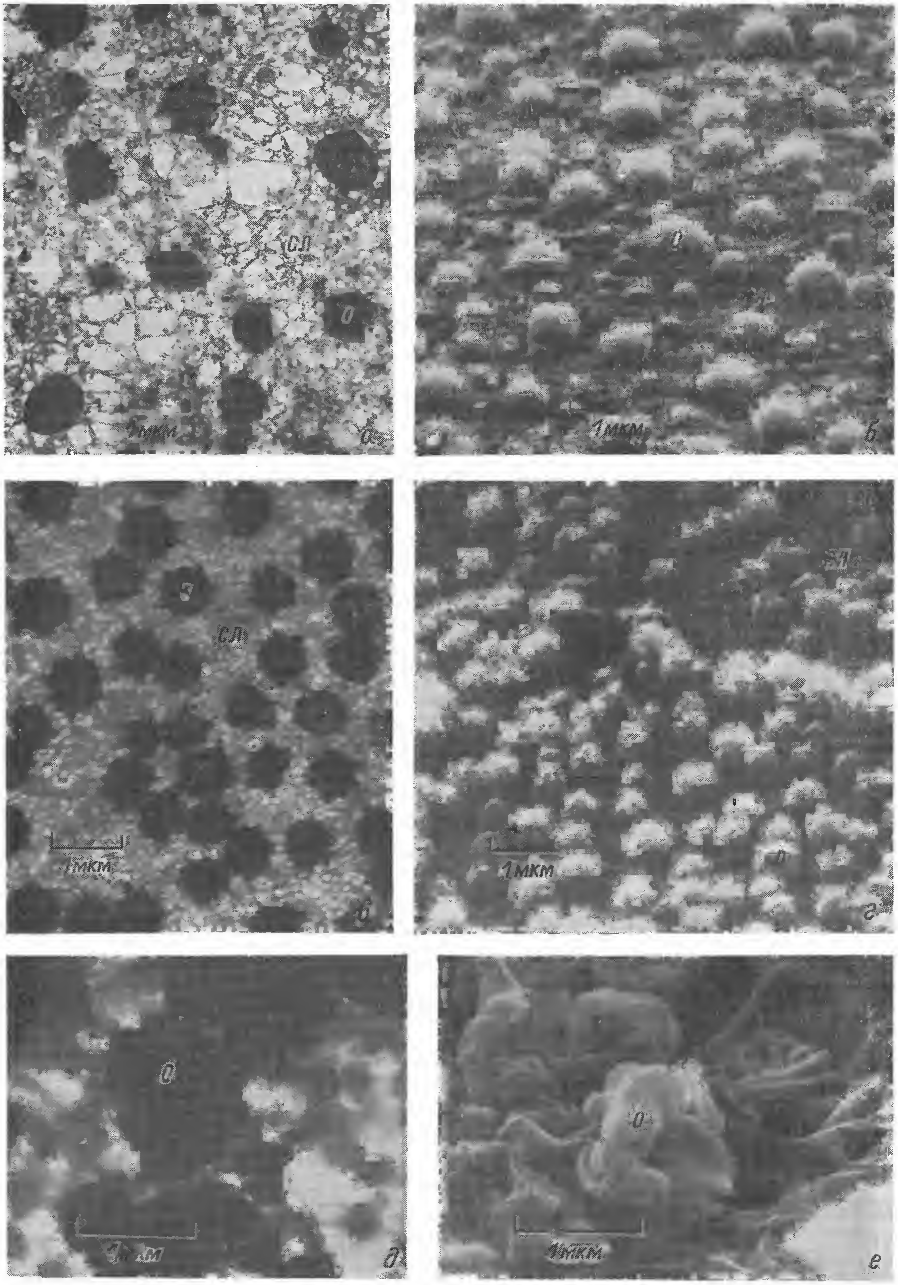


Таблица II. Участки ацетолизированных спорополлениновых оболочек с внутренней (локулярной) стороны тапетальных клеток из пыльников растений с секреторным тапетумом при просмотре в трансмиссионном и сканирующем электронных микроскопах.

а, б — *Lycopersicon chesmanii*; *в, г* — *Triticum durum*; *д, е* — *Papaver somniferum*. *о* — орбикулы, *сл* — сетчатый слой.

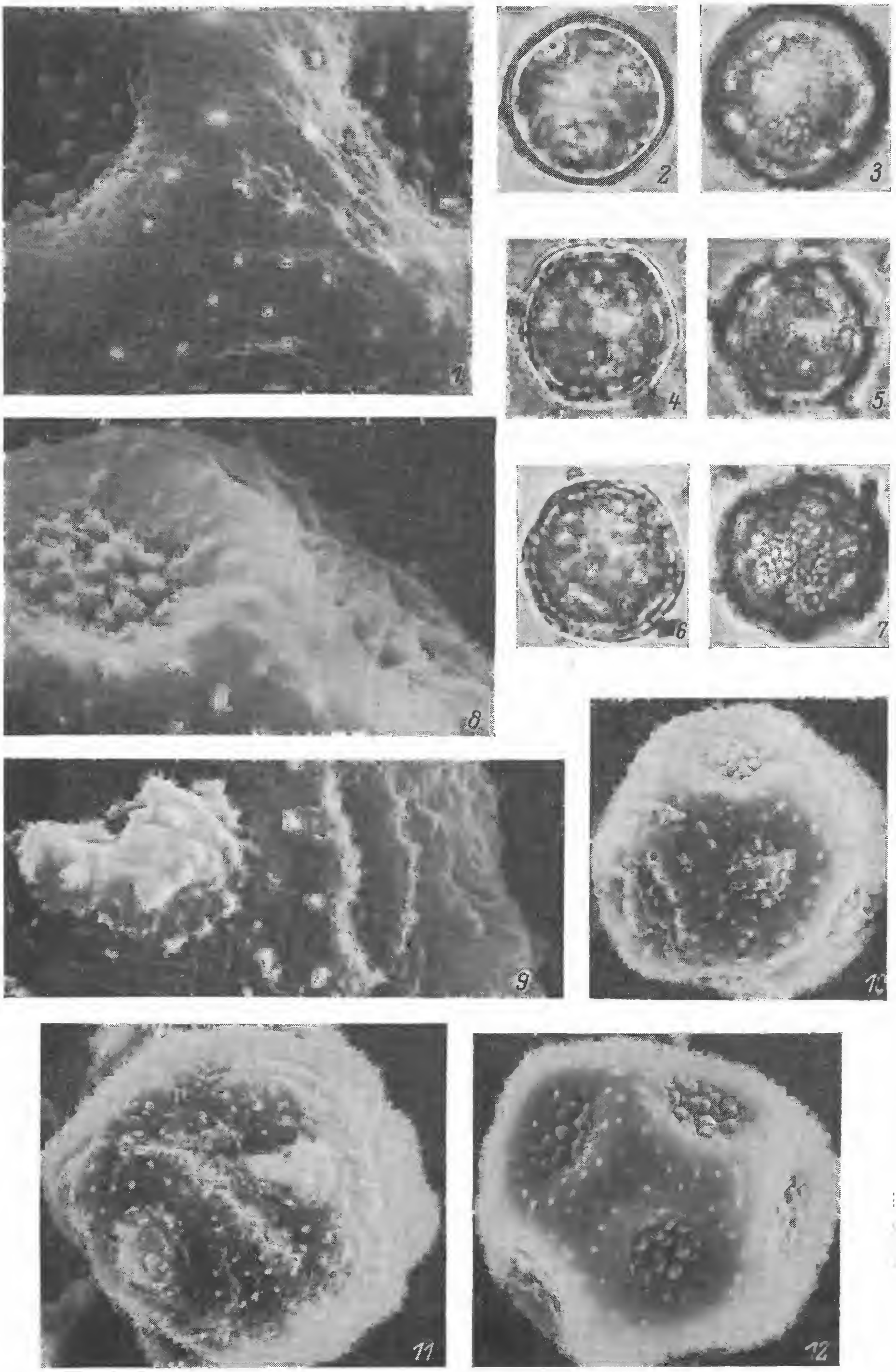


Таблица I. Пыльцевые зерна *Coptis trifolia*, неацетолизированные (СЭМ) и ацетолизированные (СМ).

1, 6, 7, 12 — подтип I: ***1*** — скульптура экзины, Чукотка, ×7500, СЭМ; ***6, 7*** — общий вид и скульптура, Камчатка, ×1000, СМ; ***12*** — общий вид, Камчатка, ×2700, СЭМ; ***2, 3, 9, 11*** — подтип II, Япония: ***2, 3*** — общий вид и скульптура, ×1000, СМ; ***9*** — скульптура экзины и поры, ×7500, СЭМ; ***11*** — общий вид, ×2700, СЭМ; ***4, 5, 8, 10*** — подтип III, Ситка: ***4, 5*** — общий вид и скульптура, ×1000, СМ; ***8*** — скульптура экзины и поры, ×7500, СЭМ; ***10*** — общий вид, ×2700, СЭМ.

К с. 751

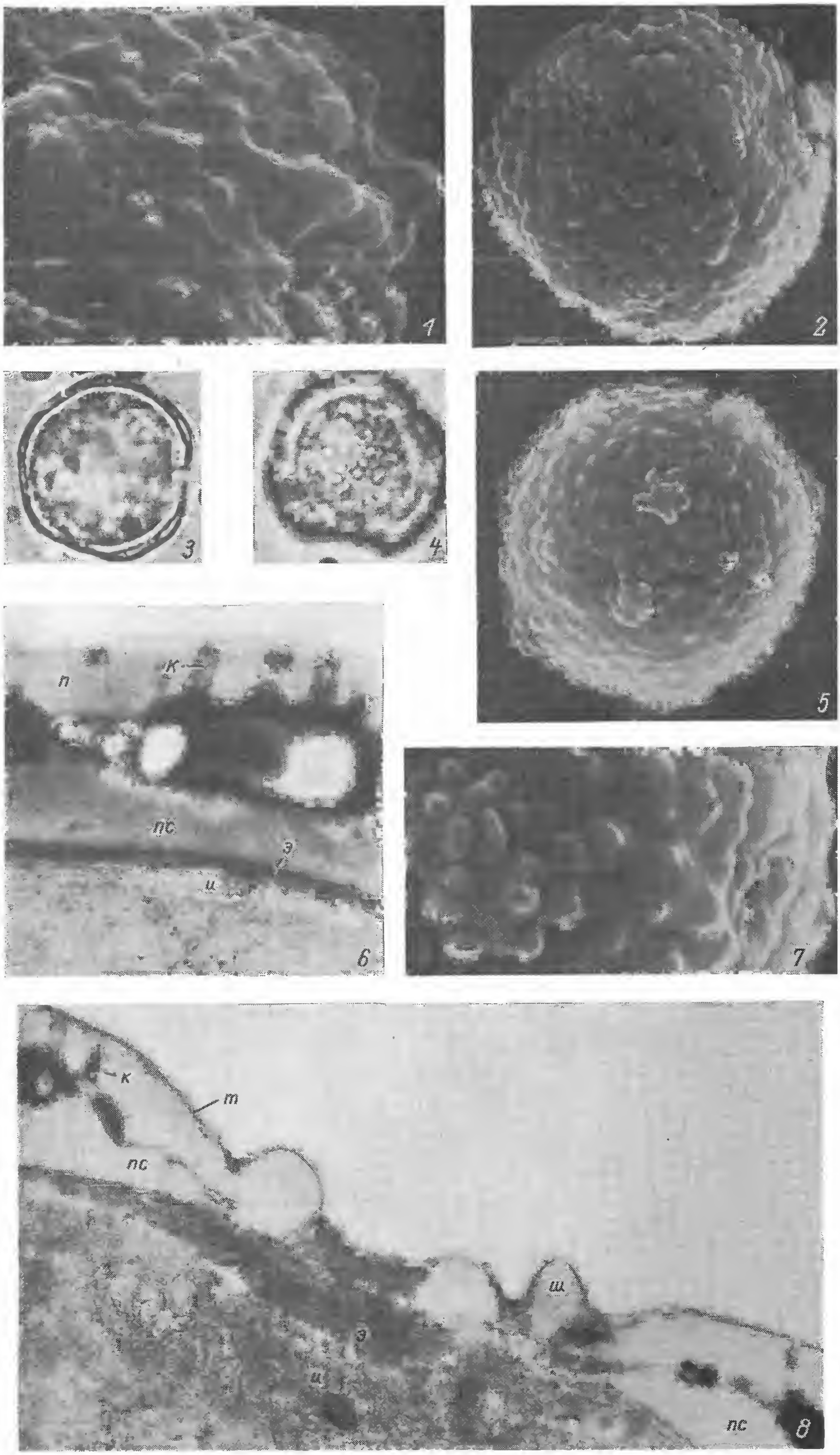


Таблица II. Пыльцевые зерна *Coptis trifolia*, неацетолизированные (СЭМ, ТЭМ) и ацетолизированные (СМ).

1—5, 7 — подтип IV; *1—4* — Аян; *5, 7* — Нью-Йорк (*1* — скульптура экзины, ×7500, СЭМ; *2* — общий вид, ×2700, СЭМ; *3, 4* — общий вид и скульптура, ×1000, СМ; *5* — общий вид, ×2700, СЭМ; *7* — скульптура экзины и поры, ×7500, СЭМ); *6, 8* — Приморская обл.: ультраструктура оболочки, ×25 000, ТЭМ: *6* — межапертурный участок оболочки, *8* — апертура. *ш* — шип, *п* — покров, *пс* — подстилающий слой, *к* — канал, *э* — эндэкзина, *и* — интина, *т* — трифина.

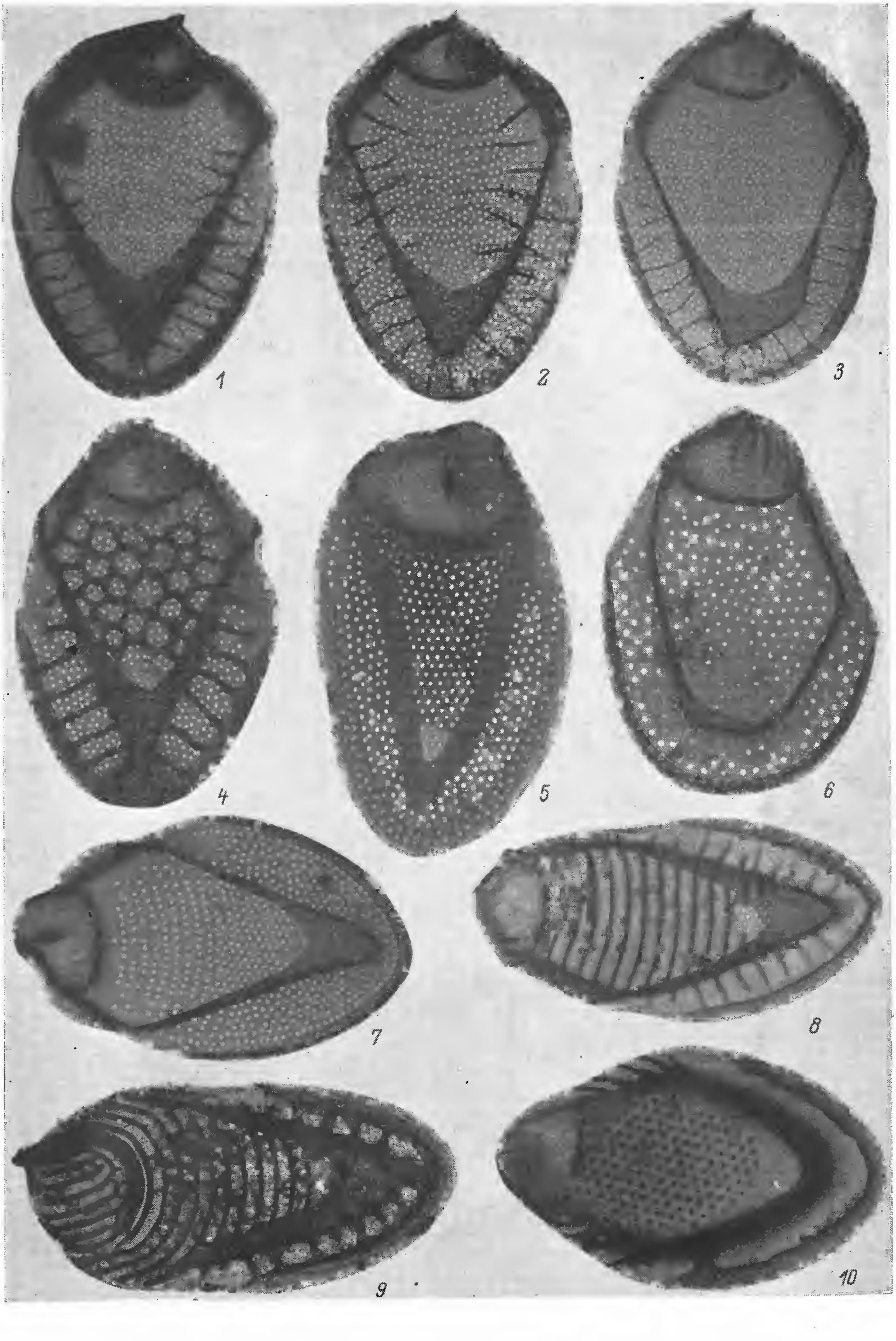


Таблица I. Чешуйки панциря золотистых водорослей рода *Mallomonas*.

1 — M. acaroides var. *acaroides*, *2 — M. acaroides* var. *striatula*, *3 — M. acaroides* var. *echinospora*, *4 — M. crassisquama*, *5 — M. tonsurata*, *6 — M. monograptus*, *7 — M. elongata*, *8 — M. striata*, *9 — M. cratis*, *10 — M. papillosa*.

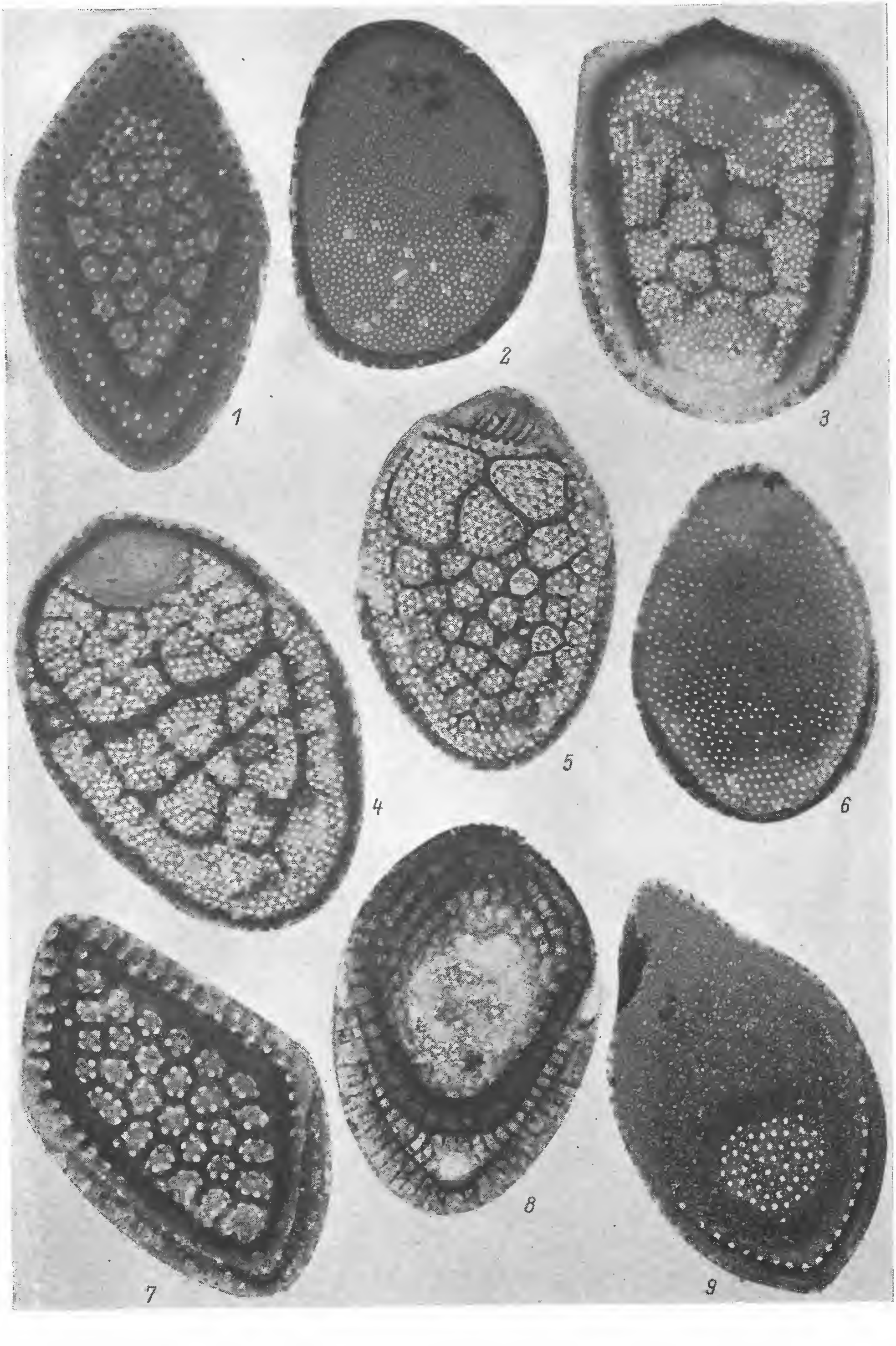


Таблица II. Чешуйки панциря золотистых водорослей рода *Mallomonas*.
1 — M. annulata, 2 — M. caudata, 3 — M. punctifera, 4 — M. heterospina, 5 — M. multiunca, 6 — M. hamata, 7 — M. pumilio, 8 — M. insignis, 9 — M. acrocomos.

CONTENTS

Page

Makarova I. V. Current classification of diatoms and the problem of constructing their phylogenetic system 713

Kurkin K. A. Phytocoenotical competition. Systemic relations among partial pressures of competition for various resources. 723

Shamrov I. I. Anther development in *Gentiana lutea* (*Gentianaceae*). 733

Otnyukova T. N. A classification of the synusia of the above-ground mosses in forest phytocoenoses 740

COMMUNICATIONS 750

Oryol L. I., Kuprijanova L. A., Golubeva E. A. Ultrastructure of acetolysis-resistant walls of tapetal cells and pollen grains in *Gnetum africanum* (*Gnetaceae*). (750). — **Vishnjakova M. A., Lebsky V. K.** Morphology of anther tapetum sporopollenin walls in some angiosperms. (754). — **Shpilevaya S. P., Ilchenko K. V., Uspensky G. B.** Investigation of pollen tube growth in compatible and incompatible pollinations of different age flower buds in *Nicotiana alata* (*Solanaceae*). (759). — **Khramova E. L.** Pollen grain morphology of *Coptis trifolia* (*Ranunculaceae*). (765). — **Snezhkova S. A.**, Wood structure in some lianes of the Far East. (768). — **Rudakov K. M., Mirkin B. M.** Gradient analysis of segetal vegetation of Bashkirian Zauralye. (773). — **Gusarova I. S., Semkin B. I.** Comparative analysis of macrophyte floras from some regions of the northern Pacific using graph theoretical methods. (781). — **Deyeva N. M.** Phytomass quantity and structure in the mountain tundras of the north-west of the Putorana Plateau. (789). — **Antypina G. S.** Development of soil algae in the felling areas of northern taiga. (794). — **Akatov V. V.** Main trends in the overgrowth of alpine lakes in the North-western Caucasus. (798). — **Kuzmin G. V., Kuzmina V. A.** Species of the genus *Mallomonas* (*Chrysophyta*) from the water reservoirs of Magadan District. (805). — **Mikheyev A. D.** Species of the section *Rhoeadium* of the genus *Papaver* (*Papaveraceae*) in the North Caucasus. (807).

NEW TAXA 813

Zaikonnikova T. I. New taxa of the genus *Sorbus* (*Rosaceae*) for the flora of the USSR. (813).

FLORISTIC FINDINGS 816

Korotkov K. O., Morozova O. V., Morozov N. S. Floristic findings in the Valday Region of the Novgorod District. (816).

METHODS IN BOTANICAL RESEARCH 821

Krasnoborov I. M., Baranov V. S., Nigmatulin R. S. Automatized information retrieval system for the floristic investigations (AIRS-Flora). (821).

OBITUARIES 826

Borisova I. V., Lavrenko E. M., Rodin L. E. In memoriam F. Ya. Levina (1898—1983). (826).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 830

Dyrenkov S. A. (*A review*). Anthropogenic processes in vegetation. A collection of scientific works. 1985. (830).

CHRONICLE 834

Voitenco V. F., Seraphimovich N. B. The third conference on carpology. (834). — **Troitskaya E. A.** Sessions of the USSR Academy of Sciences Scientific Council on the problem «Biological bases for rational use, transformation, and protection of the plant world» (Sukhumi, 23—25 IV 1985). (838).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Макарова И. В. Классификация диатомовых водорослей на современном этапе и проблема построения их филогенетической системы 713

Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Системная взаимосвязь между парциальными давлениями конкуренции за различные ресурсы 723

Шамров И. И. Развитие пыльника у *Gentiana lutea* (*Gentianaceae*) 733

Отнюкова Т. Н. Классификация синузий мхов напочвенного покрова лесных фитоценозов 740

СООБЩЕНИЯ 750

Орел Л. И., Куприянова Л. А., Голубева Е. А. Ультраструктура ацетолизоустойчивых оболочек тапетальных клеток и пыльцевых зерен *Gnetum africanum* (*Gnetaceae*). (750). — **Вишнякова М. А., Лебский В. К.** Морфология спорополлениновых оболочек тапетума пыльников некоторых покрытосеменных (754). — **Шпилевая С. П., Ильченко К. В., Успенский Г. Б.** Исследование роста пыльцевых трубок при совместимых и несовместимых опылениях разновозрастных бутонов *Nicotiana alata* (*Solanaceae*). (759). — **Храмова Е. Л.** Морфология пыльцевых зерен *Coptis trifolia* (*Ranunculaceae*). (765). — **Снежкова С. А.** Строение древесины некоторых лиан Дальнего Востока. (768). — **Рудаков К. М., Миркин Б. М.** Градиентный анализ сегетальной растительности Башкирского Зауралья. (773). — **Гусарова И. С., Семкин Б. И.** Сравнительный анализ флор макрофитов некоторых районов северной части Тихого океана с использованием теоретико-графовых методов. (781). — **Деева Н. М.** Запасы и структура растительной массы в горных тундрах северо-запада плато Путорана. (789). — **Антипина Г. С.** Развитие почвенных водорослей на вырубках северной тайги. (794). — **Акатов В. В.** Основные тенденции в зарастании высокогорных озер северо-западного Кавказа. (798). — **Кузьмин Г. В., Кузьмина В. А.** Виды рода *Mallomonas* (*Chrysophyta*) из водоемов Магаданской области. (805). — **Михеев А. Д.** Виды секции *Rhoeadium* рода *Papaver* (*Papaveraceae*) на Северном Кавказе. (807).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 813

Заиконникова Т. И. Новые таксоны рода *Sorbus* (*Rosaceae*) для флоры СССР. (813).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 816

Коротков К. О., Морозова О. В., Морозов Н. С. Флористические находки в Валдайском районе Новгородской области. (816).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 821

Красноборов И. М., Баранов В. С., Нигматулин Р. С. Автоматизированная информационно-поисковая система для флористических исследований (ИПС-Флора) (821).

ПОТЕРИ НАУКИ 826

Борисова И. В., Лавренко Е. М., Родин Л. Е. Памяти Ф. Я. Левиной (1898—1983). (826).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 830

Дыренков С. А. (*Рецензия*). Антропогенные процессы в растительности. Сборник научных трудов. 1985. (830).

ХРОНИКА 834

Войтенко В. Ф., Серафимович Н. Б. Третье рабочее совещание по карпологии. (834). — **Троицкая Е. А.** Сессия Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (Сухуми, 23—25 IV 1985). (838).

Ботанический журнал, 1986, т. 71, № 6, 713—840